

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

*Т. К. Головки, И. В. Дальке, Д. С. Бачаров,
Т. В. Бабаки, И. Г. Захаркин*

ТОЛСТЯНКОВЫЕ *в холодном климате*



Санкт-Петербург
«НАУКА»

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
КОМИ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ

*Т. К. Головкин, И. В. Данилов, Д. С. Бачаров,
Т. В. Бабаев, И. Г. Захаров*

ТОЛСТЯНКОВЫЕ *в холодном климате*

БИОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ, ФИЗИОЛОГИЯ



Санкт-Петербург
«НАУКА»
2007

Головко Т. К., Далькэ И. В., Бачаров Д. С., Бабак Т. В., Захожий И. Г. Толстянковые в холодном климате (биология, экология, физиология). — СПб.: Наука, 2007. — 205 с.

ISBN 978-5-02-026275-1

В работе обобщены результаты многолетних эколого-биологических и физиологических исследований представителей сем. Crassulaceae на европейском Северо-Востоке России. Дана общая характеристика и рассмотрены особенности структурно-функциональной организации трех видов растений — *Rhodiola rosea*, *Hylotelephium triphyllum* и *Sedum acre*. Приведены оригинальные данные по анатомии и морфологии, онтогенезу и жизненным формам. Особое внимание уделено процессам жизнедеятельности. Обсуждены функциональные взаимосвязи растений со средой на уровне пигментного комплекса, фотосинтеза, дыхания и роста. Исследованы физиолого-биохимические основы накопления продуктов вторичного метаболизма у *Rhodiola rosea*. На основе анализа структурных, функциональных, эколого-ценотических и популяционных показателей рассмотрены экологические стратегии и адаптивный потенциал видов.

Книга предназначена для фитофизиологов, экологов, ботаников, научных работников, преподавателей, аспирантов и студентов, специалистов по растительным ресурсам.

Библиогр. 294 назв. Ил. 68. Табл. 49.

Golovko T. K., Dalke I. V., Bacharov D. S., Babak T. V., Zakhozii I. G. Crassulacean Plants in Cold Climate (Biology, Ecology and Physiology). — St. Petersburg: Nauka, 2007. — 205 p.

ISBN 978-5-02-026275-1

The results of long-term ecological and physiological studies of plants from Crassulaceae DC. family inhabiting on the North are considered in the book. Data on total and peculiar properties of structural and functional organization of three species of plants (*Rhodiola rosea*, *Hylotelephium triphyllum* and *Sedum acre*) are included. Original materials on anatomy, morphology, ontogenesis and plant life forms are presented. Subsequent chapter discusses physiological processes and ecological aspects of growth, respiration and photosynthesis in relation to adaptation of plants. Physiological and biochemical bases of accumulation of secondary metabolism products — salidroside and rosavin in *Rhodiola* plants are studied.

The book can be of interest for biologists, plant physiologists, ecologists, students.

Bibl. 294. Fig. 68. Tabl. 49.

Ответственный редактор

д-р биол. наук, профессор Т. К. ГОЛОВКО

Рецензенты:

д-р биол. наук В. А. МАРТЫНЕНКО, канд. биол. наук Н. С. МАМУШИНА

Работа выполнена при частичной поддержке грантов ФЦП «Интеграция» (А0010, Б0084/1318), РФФИ (04-04-48255а), УрО РАН (49).

© Т. К. Головко, И. В. Далькэ, Д. С. Бачаров, Т. В. Бабак, И. Г. Захожий, 2007

© Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2007

© Редакционно-издательское оформление. Издательство «Наука», 2007

ТП-2007-II-№ 207
ISBN 978-5-02-026275-1

ВВЕДЕНИЕ

Удивительный и многообразный мир растений никого не оставляет равнодушным. Он кормит и согревает нас, создает атмосферу, которой мы дышим, очищает и обновляет окружающую среду, является источником вдохновения поэтов и художников, утоляет наш эстетический голод. Этот мир давно признан учеными как неисчерпаемый объект познания. Биология растений (ботаника) — одна из древнейших наук — в свое время разделилась на два крупных русла: анатомию и морфологию, которые описывают структуру и форму растительного организма, и физиологию, изучающую явления и законы, которые обуславливают жизнедеятельность растений. На искусственность и вынужденность такого разделения не раз указывали наши классики. Эта мысль наиболее четко обозначена в первой части книги замечательного отечественного физиолога К. А. Тимирязева «Жизнь растений». Он пишет: «...этот раскол и еще более узкая специализация научной деятельности грозят в будущем серьезной опасностью...» (Избр. соч., 1949. Т. III, с. 33—34). К счастью, на современном этапе развития науки отчетливо прослеживается стремление к интеграции знаний, получаемых специалистами в разных областях биологии растений. Посильную лепту в этот процесс постарались внести и авторы данной монографии.

Работа посвящена комплексному рассмотрению вопросов биологии *Rhodiola rosea* L., *Hylotelephium triphyllum* (Haw.) Holub и *Sedum acre* L. — представителей толстянковых в условиях холодного климата с целью выявления анатомо-морфологических, физиолого-биохимических и популяционных механизмов устойчивости, обеспечивающих их выживание и сохранение на Севере.

Являясь в своем большинстве суккулентами, толстянковые растения мало распространены на Севере. Они обитают преимущественно в аридных и полуаридных областях с теплым климатом и способны к САМ-типу фотосинтеза, благодаря чему переносят водный и высокотемпературный стресс. На европейском

Северо-Востоке России это семейство представлено всего тремя родами, включающими пять видов (Флора Северо-Востока., 1976). Среди них наиболее известна *Rhodiola rosea* L. (родиола розовая) — ценное лекарственное растение, природные популяции которой сильно пострадали в результате нерегламентируемого сбора растительного сырья. Это послужило основанием для включения *R. rosea* в группу редких и исчезающих видов и занесения ее в Красные книги различных рангов. Многолетние исследования биологии данного вида в местах его естественного произрастания на Печорском Урале и в условиях культуры были проведены Ю. М. Фроловым (Фролов, Полетаева, 1994, 1995, 1996, 1998; Фролов, 1998, 1999, 2001; Фролов, Далькэ, 1999). По биологии двух других видов — *Hylotelephium triphyllum* (Haw.) и *Sedum acre* L. — информация довольно скудная.

В настоящей работе обобщены результаты многолетних эколого-биологических и физиологических исследований, выполненные на растениях природных ценопопуляций в местах их естественного произрастания и культуре (близ г. Сыктывкар).

Дана общая характеристика и рассмотрены особенности структурно-функциональной организации *R. rosea*, *H. triphyllum* и *S. acre*. Приведены оригинальные данные по анатомии и морфологии, росту и развитию растений. Особое внимание уделено процессам жизнедеятельности. Обсуждены функциональные взаимосвязи растений со средой на уровне пигментного комплекса, фотосинтеза, дыхания и роста. Исследованы физиолого-биохимические основы накопления продуктов вторичного метаболизма у *R. rosea*. На основе анализа структурных, функциональных, эколого-ценотических и популяционных показателей рассмотрены экологические стратегии и адаптивный потенциал видов.

Авторы выражают глубокую признательность В. А. Мартыненко и Н. С. Мамушиной, которые ознакомились с рукописью монографии и дали ценные замечания. Полезным было обсуждение различных аспектов, затронутых в работе, с Н. Н. Слемневым, И. В. Селицкой, И. А. Паутовой, Н. П. Савиных. Благодарим за консультации С. В. Загирова, И. И. Полетаева, З. Г. Улле и В. М. Тарбаева. Признательны студентам кафедры ботаники Сыктывкарского госуниверситета Е. В. Тимофеевой и О. А. Атландировой за помощь в постановке экспериментов и обработке результатов, коллективу Лаборатории экологической физиологии и дирекции Института биологии за поддержку исследований.

Авторы считают своим долгом почтить память Ю. М. Фролова, пробудившего наш интерес к этой замечательной группе растений.

Глава 1

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕМ. ТОЛСТЯНКОВЫХ (CRASSULACEAE)

1.1. История изучения и классификация

Сем. Crassulaceae (толстянковые) относится к отделу Magnoliophyta (Angiospermatophyta), классу Magnoliopsida (Dicotyledones), подклассу Rosidae и является весьма сложным в систематическом отношении. Первое описание данного семейства принадлежит Д'Кандолле (Candolle de, 1805; цит. по: Гончарова, 2000). Все последующие исследования подтвердили, что Crassulaceae является естественной группой, но его принадлежность к разным порядкам неоднократно пересматривалась. Так, П. Н. Крыловым (1931) данное семейство было отнесено к порядку Saxifragales, А. Г. Борисова (1939) — автор монографии о семействе и большинство других систематиков (Гроссгейм, 1966; Вакар, 1973) рассматривали Crassulaceae как одно из наиболее примитивных в порядке Rosales на основании неустановившегося числа частей цветка, апокарпии и неполной синкарпии, типа плода (многолистовка). В последующих работах сем. Crassulaceae представлено в качестве эволюционно более продвинутого по сравнению с розоцветными таксона и отнесено вновь к порядку Saxifragales (Hutchinson, 1959; Тахтаджян, 1970).

В конце XIX—начале XX в. было предложено несколько систем сем. Crassulaceae. Из них наибольшее значение в установлении внутривидовых отношений имели классификации, предложенные разными авторами (Candolle de, Schönland, Berger и Fröderström — цит по: Гончарова, 2000).

Основополагающей для всех последующих исследований стала система Бергера (A. Berger, 1930), основанная на признаках числа и расположения частей цветка, степени сростнолепестности и на листорасположении (рис. 1). До сих пор эта классификация является наиболее авторитетной обработкой на внутрисемейственном и родовом уровнях (Stephenson, 1994). Согласно Бергеру (Berger, 1930), сем. Crassulaceae содержит 6 под-

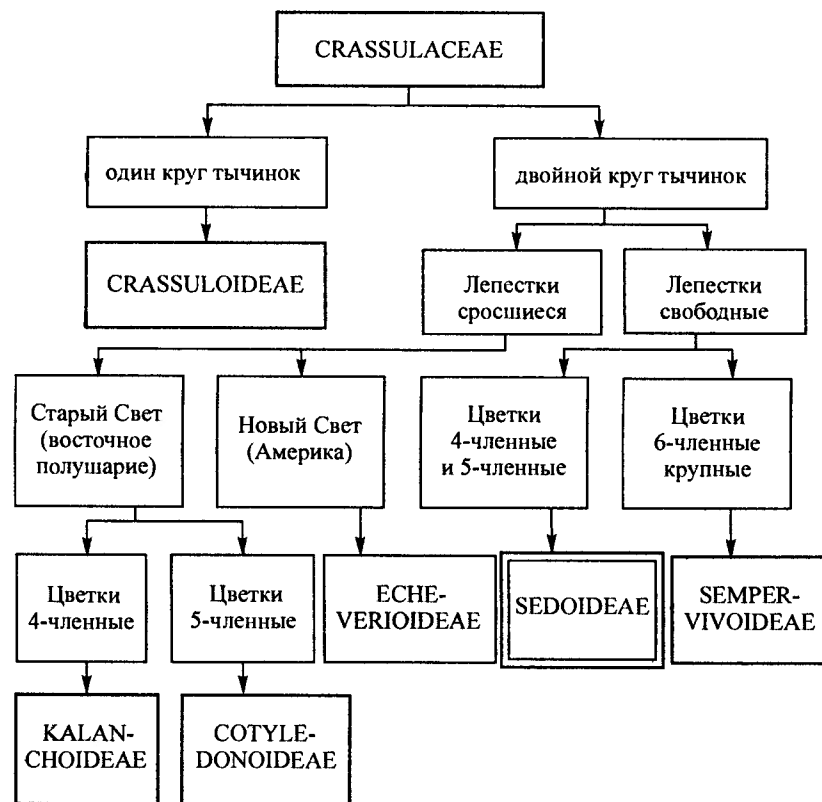


Рис. 1. Таксономическая система сем. Crassulaceae, предложенная А. Бергером (по: R. Stephenson, 1994).

семейств, 33 рода, около 1400 видов. Подсемейства были сгруппированы по три в две группы: *Crassula*-линия и *Sedum*-линия, в которых были представлены таксоны из южного и северного полушария соответственно.

В последующие десятилетия взаимоотношения внутри семейства изучались на всех таксономических уровнях и разнообразными методами (Борисова, 1939, 1970; Nam, 1995; Hart, 1995; Hart, Eggli, 1995; Ohba, 1995). Наиболее полная обработка толстянковых была проведена А. Г. Борисовой (1939, 1970); для флоры бывшего СССР ею приведены 129 видов из 10 родов и 5 подсемейств.

Систематики расходятся во мнениях относительно объема сем. Crassulaceae, включая в него от 25 (Cronquist, 1981) до 35 родов (Berger, 1930; Тахтаджян, 1966, 1987). По системе

Мельхиора (Melchior, 1964), семейство объединяет 1400 видов, 30 родов и подразделяется на 5 подсемейств: Sedoideae Berger, Sempervivoideae Berger, Echeverioideae Berger, Cotyledonoideae Berger и Kalanchoideae Berger. По Бергеру (Berger, 1930), сем. Crassulaceae включает помимо 5 вышеперечисленных и подсем. Crassuloideae (рис. 1).

Современные молекулярно-филогенетические исследования подтвердили, что сем. Crassulaceae состоит из двух линий (Acevedo-Rosas et al., 2004). Линия «Crassula lineage» включает роды из традиционных подсем. Crassuloideae, Cotyledonoideae и Kalanchoideae, которые обитают преимущественно на юге Африки, а линия «Sedum lineage» включает подсем. Echeverioideae, Sedoideae и Sempervivoideae. Большая часть видов произрастает в Северном полушарии (Hart, Eggli, 1995).

Подсем. Sedoideae (очитковые) — одно из самых больших; по данным разных авторов включает от 100 до 550 видов из 10 родов (Alexander, 1942). Больше половины родов сем. Crassulaceae (*Sedum*, *Rhodiola*, *Hylotelephium*, *Clementsia*, *Macrosepalum*, *Pseudosedum*) являются критическими: их систематическое положение и объем дискусионны. Род *Sedum* s. l. — самый многочисленный в семействе, объединяет до 500 видов и известен трудностью их определения (Гончарова, 2000).

Обработка очитковых Восточной Азии, и в том числе рода *Sedum* s. l. была проведена Охба (Ohba, 1977, 1978, 1995). Главные признаки, взятые в основу классификации, — форма оснований завязей и зрелых листочков, окраска и степень срастания лепестков, наличие или отсутствие розеток. Автор провел ревизию подсемейства, основываясь на азиатских представителях, пересмотрел деление таксонов внутри азиатской части подсем. Sedoideae, выделил роды *Hylotelephium*, *Prometheum*, *Perrierosedum* и выдвинул предположение о необходимости выделения рода *Balfouria*.

Классификация европейских, северо-африканских и западно-азиатских представителей подсем. Sedoideae была предложена Грулихом (Grulich, 1984). Им сделана попытка разделить *Sedum* s. l. на естественные группы. На основе географического распространения видов, признаков вегетативной сферы (форма роста, расположение листьев), морфологии соцветий и строения гинецея были выделены роды *Aizopsis*, *Asterosedum*, *Petrosedum*, *Oreosedum*.

Классификация сем. Crassulaceae, предложенная Хартон (Hart, 1995), основана на филогенетическом анализе вариаций ДНК хлоропластов. Автор разделил семейство на два подсемейства: Crassuloideae (250 видов из 2 родов) и Sedoideae (более

1100 видов). Внутри Sedoideae выделены трибы — Kalanchoeae (250 видов, 5 родов) и Sedeae. Последняя в свою очередь разделена на подтрибы Telephiiinae (150 видов, 5 родов) и Sedinae (700 видов, 18 родов). Более половины видов Sedinae содержатся в наибольшем по числу видов роде *Sedum* s. str. Подтриба Telephiiinae включает группу Telephium-clade (*Hylotelephium*, *Rhodiola*, *Orostachys*, *Sedum* subgen. *Aizoon*, *Sedum* subgen. *Spathulatae*). Все представители этой группы, когда-либо отнесенные к *Sedum* как подроды, секции или серии, имеют обдиплостемонный андроцей (тычинки расположены в 2 круга, причем наружные тычинки супротивны лепесткам, а внутренние с ними чередуются), 5(4—6)-мерные цветки со свободными плодolistиками и, за небольшим исключением, плоские пальчатые или зубчатые листья. Виды этой группы распространены преимущественно в Азии и могут быть определены как плосколистные азиатские *Sedum* (Hart, 1995).

Клаузен (Clausen, 1975) впервые в роде *Sedum* s. l. выделил секцию *Telephium* S. F. Gray в подрод *Telephium* (S. F. Gray) Clausen и указал, что между этим и другими подродами, в частности *Sedum*, существуют переходные виды, поэтому родовой статус в данном случае является неподходящим.

Охба (Ohba, 1977, 1978) на основе морфологических признаков — наличие обоеполых цветков со свободнолепестным венчиком и апокарпным гинецеем, отсутствие чешуевидных листьев на корневищах, прикрепление отдельных завязей к цветоложу при помощи короткой ножки — выделяет секции рода *Sedum*: *Telephium* S. F. Gray (подрод *Telephium* (S. F. Gray) Clausen и *Populisedum* Berger) в особый род *Hylotelephium* H. Ohba. В род *Hylotelephium* он включил в основном виды секции (или подрода) *Telephium*. Следует отметить, что практически всеми авторами, начиная с К. Линнея (Linné, 1753 — цит. по: Гончарова, 2000), виды из родства *Sedum telephium* L. s. l. обособлялись в отдельные группы различного ранга. В настоящее время накоплены сведения, позволяющие считать эту достаточно естественную группу растений отдельным родом.

А. В. Палановым (1989а, 1989б) выявлены морфологические и анатомические отличия видов рода *Hylotelephium* от видов рода *Sedum*. *S. telephium* L., *S. purpureum* L., *S. ewersii* Ledeb., *S. mugodsharicum* L. (секция *Telephium*) отличаются от *S. hybridum* L. (секция *Aizoon* Koch) и от других видов рода *Sedum* на основании следующих признаков: 1) наличие сложных метельчатых соцветий тирсоидного типа (большинство видов рода *Sedum* имеют сложные тирсоидные соцветия, при этом у *S. hybridum* — тирсоидный зонтик, а у видов секции

Telephium — тирсоидная метелка); 2) нектарники *S. hybridum* в виде небольших чешуек прямоугольной формы с шириной, превышающей длину, а у видов секции *Telephium* длина нектарников значительно превышает ширину; 3) многолистовка *S. hybridum* чашевидной формы, состоит из пяти сидячих, сросшихся основаниями и отклоненных друг от друга под острым углом листовок, заканчивающихся нитевидными носиками (видоизмененными стилодиями), образованными вентральной стороной листовки. Многолистовки видов секции *Telephium* продолговато-яйцевидной формы, состоят из 6—5 листовок, которые при помощи короткой ножки прикрепляются к цветоложу, имеют ребристую по жилкам поверхность и заканчиваются короткими отклоненными носиками — дорсовентральными образованиями листовки. Кроме того, сами представители рода *Hylotelephium* отличаются друг от друга подземными органами, которые могут быть образованы либо стержневой корневой системой с каудексом без чешуичатых листьев (секция *Populisedum*), либо видоизмененными, утолщенными в базальной части корнями (секция *Hylotelephium*) (Паланов, 1989а).

Клаузен (Clausen, 1975) и Охба (Ohba, 1977) при построении систем рода учитывали анатомию проводящей системы цветков: у видов секций *Telephium* и *Aizoon* она представлена шестью обособленными пучками и является наименее специализированной в подсем. Sedoideae. А. В. Палановым (1989б) было отмечено, что листовки рассматриваемых видов отличаются по анатомическому строению перикарпия. У *S. hybridum* (секция *Aizoon*) и видов секции *Telephium* экзокарпий представлен округло-прямоугольными клетками: в секции *Telephium* у этих видов размеры клеток в 2—3 раза меньше, чем у *S. hybridum*, а в полостях каждой из них содержатся дубильные вещества, окрашивающие экзокарпий в коричневый цвет. Снаружи экзокарпий покрыт слоем кутикулы. Мезокарпий в секции *Aizoon* состоит из 2—3 рядов клеток, стенки которых равномерно утолщены, у видов секции *Telephium* клетки мезокарпия тонкостенные и сильно сминаются. Эндокарпий у видов обеих секций однослойный и представлен тангентально вытянутыми клетками, однако в секции *Aizoon* клетки имеют утолщенные наружные и боковые стенки и содержат дубильные вещества, а в секции *Telephium* клетки тонкостенные и без дубильных веществ.

Строение узла и жилкование листа — анатомические признаки, которые также могут быть использованы для систематики родов сем. Crassulaceae (Борисовская, 1960). Для рода *Sedum* характерен однолакунный, однопучковый тип строения узла. Этот пучок в одних случаях входит в центральный цилиндр в

том же узле, где находится лист, либо на уровне следующего листа, расположенного на той же ортостихе. По жилкованию листа роды сем. Crassulaceae можно разделить на две группы: роды с дуговидно-остробежным жилкованием (*Sempervivum* и *Echeveria*) и роды с крабежным жилкованием (*Sedum* s. l., *Rhodiola*, *Crassula*, *Briophyllum*, *Kalanchoe*).

Виды рода *Sedum* s. l. внутри секции можно отличить друг от друга по строению верхнего и нижнего эпидермиса. Здесь систематическими признаками можно считать очертания эпидермальных клеток, расположение клеток, а также наличие в эпидермисе листа клеток с дубильными веществами, их форму, размеры и расположение (Борисовская, 1960).

Род *Rhodiola* очень близок по систематическому положению к роду *Sedum* s. l. и также является дискуссионным. Ю. П. Кожевников (1988) считает, что род *Sedum* s. l. не имеет достаточных отличий от рода *Rhodiola* и может выделяться лишь в ранге секции или подрода, поскольку четкого hiatus между ними не наблюдается ни по одному отдельно взятому признаку, ни по их совокупности (род *Rhodiola* может иметь четырех- или пятимерный план строения цветка, иногда встречаются двудомные растения). Аналогичная картина наблюдается у рода *Sedum* s. l.: у некоторых видов встречаются четырех- и шестичленные цветки; у многих имеется каудекс — стержневидное корневище с чешуевидными листьями (особенно на молодых побегах); у ряда видов в мужских цветках обнаруживаются недоразвитые гинецеи, у некоторых видов имеются цветки тычиночные и обоеполые, у других — пестичные и обоеполые.

А. В. Паланов (1989а) отмечает существенные различия между родами *Sedum* и *Rhodiola* в строении генеративных и вегетативных органов. Проведенные им исследования подземных органов и плодов позволили достаточно четко разграничить род *Rhodiola* и *Sedum* s. l., род *Clementsia* и *Sedum* s. l. и подтвердить самостоятельность родов *Rhodiola* и *Clementsia*. Растения рода *Rhodiola* близки по морфологическим признакам к видам рода *Sedum* s. l., от которых отличаются двудомностью, четырехмерными цветками, массивными корнями, толстым вертикальным разветвленным каудексом с чешуевидными желтобурыми листьями.

Охба (Ohba, 1978) считает, что сближение рода *Hylotelephium* с родом *Rhodiola* является малоубедительным, так как у последнего проводящая система цветков представлена тремя пучками, имеются чешуевидные листья на корневищах, плод представлен сидячими завязями. Он указывает также, что большинство видов *Hylotelephium* не поднимается высоко в

горы, тогда как виды рода *Rhodiola* распространены преимущественно в высокогорных районах. А. В. Паланов (1989б) добавляет, что у видов рода *Rhodiola* не обнаруживаются тирсоидные метельчатые соцветия, шестичленные цветки, многолистки, отдельные листовки которых прикреплялись бы к цветоносу при помощи ножки.

Комплексные исследования наиболее крупного в сем. Crassulaceae подсем. Sedoideae проведены С. Б. Гончаровой (2000, 2006). Ею рассмотрены филогенетические связи и статус восточноазиатских представителей Crassulaceae с использованием молекулярно-генетических методов (сравнение ITS нуклеотидных последовательностей ядерной ДНК). Продемонстрировано, что «Umbilicus» является независимой ветвью, клады «Hylotelephium» и «Rhodiola» проявляют мало близости друг к другу. Согласно конспекту системы подсем. Sedoideae флоры Сибири и российского Дальнего Востока, род *Hylotelephium* Н. Ohba содержит 30 видов, а род *Rhodiola* — 60 видов. Представители рода *Hylotelephium* — преимущественно многолетние травянистые растения, редко полукустарнички и кустарнички; как правило, с корневищами, часто с утолщенными шнуровидными или клубневидными корнями. Генеративные побеги неветвящиеся, однолетние. Побеги удлиненные с более или менее равномерно расположенными ассимилирующими листьями и хорошо развитыми междоузлиями. Листья очередные, супротивные или в мутовках. Соцветие — многоцветковый плейотирс, округлый или щитковидный. Парциальное соцветие — одиночный или двойной дишазий. Цветки гермафродитные, 5(4)-членные, как правило, на цветоножках. Чашелистики изомерные, более или менее мясистые, слегка сросшиеся в основании. Лепестки длиннее чашелистиков, свободные; белые, розовые, пурпурные или бледные зеленовато-палевые. Пыльники базификсные. Плодолистики и плодики свободные, на ножке или с оттянутыми основаниями, ортокарпные.

Сибирские и дальневосточные представители рода *Rhodiola* — травянистые многолетние растения с хорошо развитым корневищем. Корневища толстые, массивные или тонкие, ползучие или восходящие, как правило, эпиогенные, несущие в верхней части ассимилирующие и/или чешуевидные листья. Генеративные побеги неветвящиеся, однолетние. Листья очередные. Соцветия — терминальные плейотирсы. Цветки 4(5)-членные, дву- или однополые. Растения с раздельнополыми цветками, как правило, двудомные, редко однодомные. Чашелистики в женских цветках формируют короткую трубку. Лепестки свободные; желтые, белые, пурпуровые.

Под *Sedum* L. в Сибири и на Дальнем Востоке наиболее многочисленный. Его представители — многолетние, одно- и двулетние травянистые растения различного облика. Цветки обоеполые, 4(5)—6(9)-мерные.

Для изучения таких полиморфных родов, как *Rhodiola* и *Sedum* s. l., некоторые авторы привлекали хемосистематику. Данные хемотаксономических исследований (Гнедков, Шретер, 1977; Шнякина, 1979; Куркин и др., 1986) подтверждают справедливость основных построений А. Бергера и А. Г. Борисовой, естественность большинства внутриродовых таксонов. Установлено, что состав флавоноидных соединений является видоспецифичным и соответствует таксономическому положению секций (Гнедков, Шретер, 1977). При сравнении химического состава 16 видов дальневосточных очитков было отмечено значительное сходство состава химических соединений внутри секций и столь же значительные межсекционные различия (Шнякина, 1979). Выявлен своеобразный набор фенольных соединений у *S. selskianum* Regel et Maak, что подтверждает справедливость выделения этого вида в отдельную секцию.

Сведения по химическому составу растений видов *Rhodiola* и *Sedum* s. l. указывают на самостоятельность рода *Rhodiola*. У видов рода *Sedum* s. l. (включая *S. telephium*), относящихся к разным секциям, не обнаружено веществ, которые характерны для большинства видов *Rhodiola* (родиолин, родионин, родиозин, трицин-5-глюкозид, ацетилродалгин, коричный спирт, розин, розарин, розавин, тирозол, салидрозид, розиридол, розиридин, и в том числе гликозидов коричневого спирта). Состав флавоноидных агликонов, а также различия качественного состава органических кислот видов рода *Sedum* s. l. в пределах секции соответствуют их систематическому положению, основанному преимущественно на данных морфологии (Гнедков, Шретер, 1977; Краснов и др., 1979).

Таким образом, представители толстянковых отличаются полиморфностью, что в значительной степени затрудняет их систематику. В настоящее время имеется несколько систематических сводок сем. Crassulaceae. Отечественные исследователи чаще пользуются конспектом системы сем. Crassulaceae флоры СССР (Борисова, 1939, 1969), а также системами Охба (Ohba, 1978, 1995), Грулиха (Grulich, 1984), С. Б. Гончаровой (Gontcharova, 1999). По сводке С. К. Черепанова (1995), сем. Crassulaceae включает 13 родов (*Chiastophyllum*, *Clementsia*, *Hylotelephium*, *Jovibarba*, *Macrosepalum*, *Orostachys*, *Prometheum*, *Pseudosedum*, *Rhodiola*, *Rosularia*, *Sedum*, *Sempervivum* и *Tillaea*) и 148 видов, произрастающих на территории бывшего СССР.

1.2. Происхождение и географическое распространение

Полагают, что толстянковые произошли примерно 70 млн лет назад в конце мезозойской—начале кайнозойской эры. Центр происхождения сем. Crassulaceae находится в нескольких регионах земного шара. Родоначальники семейства прослеживаются в Южной Африке, к ней приурочено большинство видов таких крупных родов, как толстянка (*Crassula*) и каланхое (*Kalanchoe*). Европейские виды родов *Sedum* и *Rhodiola* имеют три основных центра происхождения: Западно-Средиземноморский (Португалия, Испания, северная часть Африки), Восточно-Средиземноморский (Эгейский регион и южная часть Балкан) и Ирано-Турецкий (Hart, 1995; Бялт, 2004).

В качестве старейшего рода семейства, от которого прямо или косвенно произошли другие таксоны, американский цитотаксономист Ул (Uhl, 1963) рассматривает род *Sedum* s. l. Н. Л. Цепковой (1979) на основе двух систем отделения триб по числу хромосом разработана система сем. Crassulaceae в динамичной форме. Установлено, что полиплоидные ряды многих родов сем. Crassulaceae совпадают с полиплоидными рядами рода *Sedum* s. l. (по значению составляющих их чисел). Это доказывает, что данный род в сравнении с другими родами более близок анцестральным формам семейства и совпадение полиплоидных рядов в пределах одной таксономической единицы (в данном случае семейства) может свидетельствовать о параллельном развитии соподчиненных таксонов. Под параллельным развитием понимается независимое закрепление сходных признаков и вариаций признаков, унаследованных от анцестральных форм семейства, за родственными родами.

К числу предков представителей семейства, произрастающих на территории России, одни авторы относят род *Hylotelephium* (Паланов, 1989а), другие — *Sedum* s. l. (Цепкова, 1994). Род *Rhodiola* является более молодой в эволюционном плане линией по сравнению с другими родами (Лихонос, Калашник, 1999). Он мог возникнуть в результате сетчатой эволюции от рода *Sedum* (Кожевников, 1989) или от рода *Hylotelephium* (Паланов, 1989а).

Предковыми формами очитков были симподиально-полурозеточные травянистые хамефиты с полициклическими монокарпическими побегами и тирсоидными облиственными соцветиями, а главное направление биоморфологической эволюции дальневосточных Sedoideae развивалось на основе симподиального типа возобновления, что и привело к образованию длиннопобеговых безрозеточных трав (Гончарова, 1996, 2006). По мнению данного автора, именно длиннопобеговость является аутапоморфией для

восточноазитских очитковых, а не розеточность и полурозеточность побегов, как это считалось ранее (Ham, Hart, 1998).

Дифференциация очитков происходила наиболее интенсивно в Гималаях и прилегающих районах. Там же произошло обособление секции *Rhodiola*, начиная со времени формирования альпийского пояса в раннем плейстоцене (Фролов, Полетаева, 1998).

В соответствии с предполагаемыми направлениями эволюции признаков А. В. Паланов (1989а) изобразил взаимоотношения между родами сем. Crassulaceae в виде схемы предполагаемых филогенетических отношений, где роды распределены в зависимости от эволюционного уровня развития генеративных органов, а связи между ними установлены на основании сходства анатомического строения перикарпия. Наиболее примитивным считается род *Hylotelephium*.

Растения сем. Crassulaceae широко распространены по всему земному шару (исключая Австралию и Полинезию), считаются почти космополитами. Большинство родов сосредоточено в Южной Африке, Южной Аравии, Средиземноморье, горах Азии. Богато представлены толстянковые в аридных районах Америки, от юго-запада США до Мексики и Центральной Америки. Немногие представители этого семейства встречаются в Южной Америке. Род *Sedum* имеет самый обширный ареал среди подсем. Sedoideae: около 240 видов произрастает в Америке, 130 — Восточной Азии, 100 — Европе, Северной Африке, Малой и Средней Азии, 2 вида встречаются в Сибири (Гончарова, 2006). Широкий ареал рода *Rhodiola* определяется распространением одного вида — *Rhodiola rosea* L. — в арктических районах Старого и Нового Света, Альпах и других высокогорьях Европы, Восточной Азии, восточной части Северной Америки. Большинство видов рода *Rhodiola* сосредоточено в Восточно-Гималайской провинции Восточно-Азиатской флористической области и Тибетской провинции Ирано-Туранской. Виды рода *Hylotelephium* встречаются в Старом и Новом Свете, распространены также в Восточно-Азиатской флористической области. Но только один из видов *H. telephium* s. l. (включая *H. triphyllum*) распространен по всему Голоарктису, от Северной Америки до Восточной Азии, от арктических районов Евразии до Северного Китая и Японии.

Экологические условия произрастания представителей семейства довольно разнообразны: они встречаются от уровня моря до альпийского пояса, но наиболее обычными для них являются жаркие, аридные области. Суккулентность и особый тип фотосинтеза (САМ-тип) являются отражением адаптации этих

растений к сухим и жарким условиям обитания. Однако многие виды толстянковых встречаются и в областях с умеренно влажным климатом. Так, например, самый крупный в семействе род *Sedum* s. l. (около 600 видов) в основном приурочен к умеренной полосе северного полушария, преимущественно к Евразии. Виды рода *Sedum* s. l. распространены в разных почвенно-климатических зонах в пределах Голарктики. Более 300 видов *Sedum* s. l. встречается в пределах Старого Света. Преимущественно они распространены в субтропической и умеренной зоне Евразии, несколько видов произрастает в Южной Африке и Южной Америке (Перу). На территории бывшего СССР ранее насчитывалось около 60 видов (Черепанов, 1981), из них на Украине — 18 (Березкина, Евтушенко, 1985). В России род представлен 54 видами, из них почти половина встречается на российском Дальнем Востоке (Ворошилов, 1966).

В арктических районах Циркумбореальной флористической области встречается от 1 до 5, в умеренных — от 5 до 17 видов толстянковых. Более многочисленны Sedoideae в Восточноазиатской (70 видов), Ирано-Туранской (50 видов) и Средиземноморской (40 видов) флористических областях. Если сравнивать флористические провинции, то наибольшее число видов сосредоточено в Восточно-Гималайской провинции Восточноазиатской флористической области (50 видов) и Армено-Иранской провинции Ирано-Туранской области (32 вида). По мнению С. Б. Гончаровой (1999), там расположены два очага видового разнообразия — Тибетско-Гималайский (приурочен к Гималаю и Тибету — 50 видов) и Армено-Иранский (Ирано-Туранское нагорье — 32 вида; Кавказ — 27 видов).

По распределению видов в пределах северной части восточного полушария выявлены три группы: горная, неморальная, континентальная (Гончарова, 1999). Подобное разделение совпадает с распределением влаги во внетропических областях Земли. Времена года определяются преимущественно годовым ходом температуры; наблюдается более или менее продолжительный холодный сезон с устойчивыми морозами, а осадки, как правило, циклонического происхождения (Вальтер, 1974, 1975). Наиболее широкий ареал имеет *S. purpureum* (*H. triphyllum*), этот вид распространен по всей Голарктике, от Северной Америки до Восточной Азии.

Центры видового разнообразия одного из крупнейших родов толстянковых — *Sedum* сосредоточены в семиаридных субтропических высокогорных областях. Здесь наблюдается наибольшее число биоморф, что свидетельствует о сопряженности экологической и таксономической дифференциации рода. В области

умеренных широт виды мигрировали в направлении на север, запад и восток. В высокие широты дальше других продвинулись гемикриптофиты, что объясняется лучшей защищенностью их почек возобновления по сравнению с хамефитами и меньшей длительностью периода вегетации по сравнению с криптофитами. При продвижении на север растения приобретали черты летнезеленых полудревесных хамефитов и вечнозеленых хамефитов; миграция в высокие широты способствовала приобретению черт гемикриптофитов и криптофитов. Погружение почек возобновления в почву обеспечило максимальную защиту органов возобновления от воздействия суровых климатических условий. При продвижении в Восточно-азиатские и Средиземноморские области виды рода *Sedum* стали короткокорневищными летнезелеными хамефитами. К югу, по мере приближения к аридным районам, спектр биоморф сужается, начинают преобладать терофиты, которые образуют южную границу ареала рода, проникая в аридные области (Гончарова, 1999, 2006).

С продвижением на север растения развивались по криофильной линии эволюции. Появились плагиотропные побеги как приспособление к скальным местообитаниям, дополнительные корешки для более полного использования влаги, сокращение виргинильного периода онтогенеза, отмирание надземной части на период холодов, поддержание суккулентности побега в условиях нестабильного водообеспечения. В высокие широты дальше других продвинулись гемикриптофиты с хорошо защищенными почками возобновления и сокращенным периодом вегетации.

Виды рода *Sedum* s. l., имея предковые формы в Южной Африке, основное развитие получили в северном полушарии. Основными приспособительными особенностями, приобретенными видами данного рода на Евразийском континенте, являются плагиотропность, моноцикличность и сокращение онтогенеза. Эти приобретения помогли освоить новые местообитания и явились важными в эволюционном отношении, так как дали начало широкой радиации адаптационных форм, обособившихся затем по континенту на виды, роды и секции (Байрамов, 1981).

Представители другого рода умеренной полосы — *Rhodiola* — распространены в основном в горах Азии, многие виды заходят в горные системы Восточной и Западной Европы и еще реже в Северную Америку. Виды рода *Rhodiola* встречаются даже в тундрах и арктических пустынях, где общее число видов цветковых растений измеряется только десятками. Поэтому северная граница распространения рода фактически является северной границей распространения семейства в целом. На самом севере ареала количество видов рода *Rhodiola* сокращается

до 1—3. На территории России и сопредельных государств род *Rhodiola* включает 21 вид. Эти виды распространены главным образом в горных областях северного полушария (Черепанов, 1995). Центром происхождения родового комплекса является Средняя Азия, где встречается более половины видов рода (Борисова, 1939). Дизъюнктивный ареал *R. rosea* на территории России представлен следующими фрагментами: южносибирским, дальневосточным, северо-восточносибирским, восточносибирско-арктическим, арктическим, таймырским и уральским (Фролов, Полетаева, 1998). В Архангельской и Мурманской областях *R. rosea* распространена по побережью и на островах Белого и Баренцева морей (Андреева, 1979).

1.3. Общие сведения по биологии и экологии толстянковых

Характерный облик толстянковых отражен в названии семейства — латинское слово «*crassus*» означает «толстый». Мясистые, сочные стебли и листья являются их отличительной чертой. Толстянковые, подобно кактусовым, относятся к экологической группе растений засушливых областей — суккулентам. Обычно они растут на более или менее сухих открытых местах, очень часто среди камней и в трещинах скал. Большинство толстянковых — листовые суккуленты. Небольшую часть видов можно отнести к стеблевым суккулентам, и около 2.5 % видов — это несуккулентные околотовые и водные травы (роды *Pagella*, *Tillaea* и *Rhopalota*). Весьма редким типом жизненной формы являются деревья (два мадагаскарских вида *Kalanchoe*). Достаточно обычными являются кустарники и кустарнички. Особенно много их в Мексике и на Канарских о-вах. Не менее 70 % видов относится к наземным травам, среди которых преобладают поликарпические травы с ассимилирующими побегами суккулентного типа. В России широко представлены клубнеобразующие, столонообразующие и ползучие травянистые поликарпики (Безделева, 1993; Гончарова, 1996). Много среди толстянковых и представителей травянистых монокарпиков, относящихся к классу монокарпических трав с суккулентными побегами. Около 295 видов (17 % всех видов) относится к одно- и двулетним травянистым монокарпикам. Наиболее часто настоящие однолетники (эфемеры) среди толстянковых встречаются в аридных районах Мексики, Средиземноморья и Южной Африки, но некоторые виды приурочены и к высокогорьям Центральной и Восточной Азии (Бялт, 2004).

Толстянковые известны своим полиморфизмом и варьированием жизненных форм (Гончарова, 2000). Хеги (Hegi, 1921—1923 — цит. по: Гончаровой, 2000) разделил очитки Центральной Европы на три группы: почки возобновления погружены в субстрат (гемикриптофиты) или располагаются над поверхностью почвы (хамефиты). Виды, имеющие только семенное размножение, были отнесены к терофитам. Некоторые виды многолетних очитков способны формировать плотные куртины (маты) с двумя типами побегов — стерильные ползучие и укореняющиеся, многолетние, а также цветоносные ортотропные, однолетние. Кнабен (Кнабен, 1966) выделил среди терофитных очитков Скандинавии одно- и двулетние типы. По мнению автора, двулетники являются переходными между гемикриптофитами и терофитами. Наиболее подробная классификация жизненных форм *Sedum* s. l. представлена Ботчер и Джагер (Bottcher, Jager, 1984). На основании изучения структуры вегетативного побега, морфологии листа и типа облиственности соцветия тропических и субтропических родов толстянковых ими было выделено 10 типов жизненных форм: *Pachyphyllum* — вечнозеленые кустарники и карликовые деревья, высокие суккуленты с плоскими розетками и округлыми листьями; *Rupestre* — вечнозеленые хамефиты с ползучими безрозеточными побегами; *Atlanticum* — вечнозеленые хамефиты с розеточными побегами; *Spurium* — вечнозеленые или почти вечнозеленые корневишные, дернообразующие хамефиты; *Telephium* — летнезеленые гемикриптофиты, симподиально возобновляющиеся с ортотропными побегами; *Populifolium* — летнезеленые карликовые кустарники; *Rhodiola* — летнезеленые, моноподиально возобновляющиеся гемикриптофиты с ортотропными побегами; *Amplexicaule* — зимнезеленые хамефиты с ортотропными побегами; *Drymarioides* — терофиты и *Annuum* — однолетние терофиты.

Среди видов рода *Sedum* s. l. имеются растения с вечнозелеными и моноциклическими побегами. Моноцикличность была приобретена группой растений, распространенных в наиболее холодных районах ареала. Среди суккулентов умеренных широт это самая модифицированная форма криофильной эволюции (*S. maximum* (L.) Suter, *S. caucasicum* (Grossh.) A. Boriss, *S. purpureum*, *S. telephium*). Существует также группа одно-двулетних видов (*S. hispanicum* L., *S. annuum* L. и др.) (Байрамов, 1981).

По типу роста надземных побегов можно выделить виды с плагиотропными и ортотропными побегами. Чаще всего это травянистые многолетние (реже одно- или двулетние) растения, иногда полукустарнички и кустарники (за пределами флоры Се-

веро-Востока европейской части России) с прямостоячими, свисающими или ползучими, часто образующими густые дернины и «подушки», стеблями, которые несут сочные, разнообразные по окраске и форме листья.

Разработанная С. Б. Гончаровой (2006) детальная классификация жизненных форм *Sedoideae* Сибири и Дальнего Востока включает три отдела (древесные растения, полудревесные и наземные травянистые растения). Среди травянистых выделено два типа — монокарпики и поликарпики. Травянистые поликарпики представлены одним классом (травянистые поликарпики с ассимилирующими побегами суккулентного типа), включающим два подкласса (суккулентнолиственные травянистые облигатные поликарпики и суккулентнолиственные травянистые факультативные поликарпики—олигокарпики). Подклассы разбиты на группы, подгруппы и варианты.

Согласно данной классификации, *R. rosea* относится к группе длиннопобеговых хамефитов, подгруппе каудексообразующих. *H. triphyllum* — к группе длиннопобеговых криптофитов, подгруппе короткокорневишных длиннопобеговых криптофитов, варианту корневишно-клубнекорневых.

Виды рода *Sedum* s. l. разнообразны по внешнему облику и биологии. Этимология названия рода происходит, по-видимому, от латинского слова *sedere* — сидеть, что отражает прикрепление к скале и приземистый рост представителей многих видов этой группы. Вторая точка зрения на этимологию названия рода от латинского слова «*sedare*» — утихать, успокаивать боль, усмирять, так как сочные листья различных видов действуют как болеутоляющее средство (Краснов и др., 1979).

Листья толстянковых обычно цельные, очередные или супротивные, большей частью сидячие, часто собраны в розетки. Благодаря образованию розеток, имеющих чашевидную, цилиндрическую и луковичеобразную форму, достигается защита от интенсивной инсоляции и испарения. Для представителей семейства характерен САМ-тип фотосинтеза. Мясистые листья могут быть плоскими, цилиндрическими, щитковидными или почти округлыми. Наряду с простыми листьями у некоторых видов развиваются и сложные непарноперистые. Обычно листья зеленые, но часто также желтоватые или серо-голубоватые от воскового налета или с красноватым от антоцианов оттенком, иногда сильно опушенные. Листья разнообразны по форме: от плоских до округлых, цельнокрайные или пильчатые по краям, лишенные прилистников, сидячие или на коротком черешке. У многих представителей они расположены только на молодых участках стебля, нижние листья в засушливый период постепен-

но отмирают и осыпаются. Морфологически первые и последующие листья в зависимости от вида схожи или отличаются от типичных для каждого вида. Расположение в основном накрест супротивное или очередное.

Для экологической характеристики растений большое значение имеют особенности онтогенеза листа. У толстянковых дифференциация листа проходит быстро (Борисовская, 1960). Количество рядов клеток, обуславливающих толщину листа, определяется в его онтогенезе очень рано. Рост листа происходит главным образом за счет деления клеток в его основании. Поэтому характер роста листа сходен с ростом почечных чешуй. По мнению В. К. Василевской (1954), все толстянковые имеют онтогенез листа, типичный для ксерофитов.

Цветки толстянковых, как правило, небольшие, окрашенные в разнообразные (желтые, фиолетовые, розовые, красные, белые, реже голубые) тона, обоеполые, редко однополые, актиноморфные, собранные в верхушечные верхоцветные соцветия, обычно щитковые (зонтичные и метельчатые), реже растения имеют одиночные, пазушные цветки. Околоцветник обычно 5-членный, реже 4-членный, 3—9-членный до 32-членного, причем число частей варьирует и непостоянно даже у одного и того же растения. Чашелистики свободные либо сросшиеся в основании. Лепестки свободные или более или менее сросшиеся, редко полностью сросшиеся. Тычиночные нити могут быть прикреплены к основанию цветочной трубки, около ее середины или в верхней части. Число тычинок одинаково с числом лепестков либо их вдвое больше. Плодолистики обычно свободные или слабо сросшиеся в основании. В их нижней части находятся небольшие придатки, функционирующие в качестве нектарников.

Толстянковые — перекрестноопыляемые растения. Для многих видов характерна протандрия и протогиния. Нектар, обильно отделяемый чешуевидными нектарниками у основания плодolistиков, защищен в начале цветения наклоненными друг к другу лепестками и основаниями тычинок, прижатых к нектарникам. У некоторых видов нектар глубоко спрятан в трубчатом цветке и доступен только длиннохоботковым насекомым. Цветки толстянковых обычно посещаются шмелями, пчелами, мухами и бабочками. Висячие трубчатые цветки некоторых видов *Kalanchoe*, а также цветки *Echeveria* и южноафриканских видов *Cotyledon* опыляются птицами. У толстянковых известно также самоопыление. Так, у *Tillaea aquatica* и родственных ей видов клейстогамные и автогамные цветки почти никогда не открываются и цветение, как и созревание плодов, иногда происходит под водой.

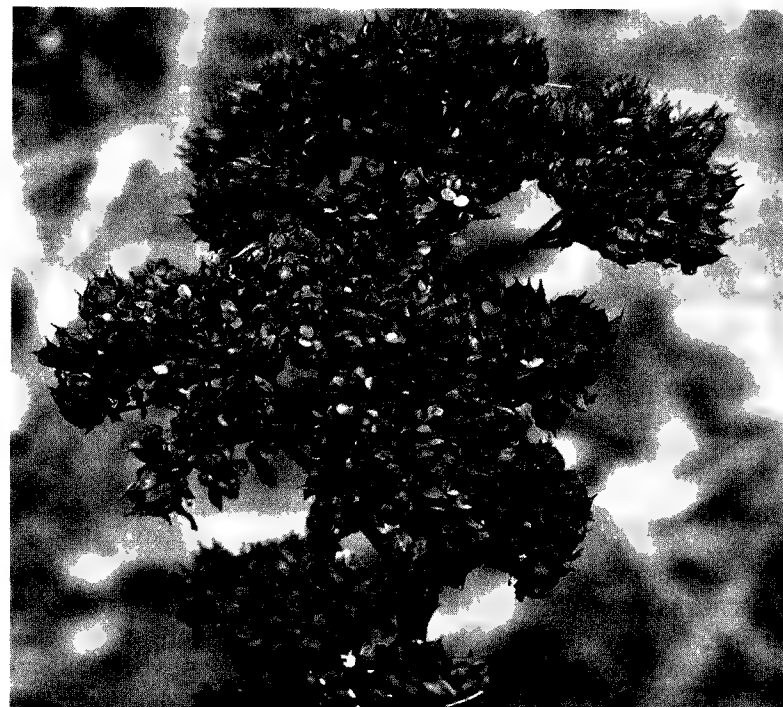


Рис. 2. Молодые проростки на материнском растении *Hylotelephium triphyllum*.

Фото Д. С. Бачарова.

Плод — сборная апокарпная или гемисинкарпная многолистовка, состоящая из свободных или сросшихся у основания листочков, редко коробочковидный. Листочки вскрываются по вентральному шву или (в тех случаях, когда они сливаются) по дорсальному (Сравнительная анатомия семян, 1996). Толстянковые производят большое количество семян, которые распространяются ветром, водой, насекомыми. Семена обычно мелкие и легкие.

Всем представителям семейства свойственна исключительная способность к вегетативному размножению. Легкость образования придаточных корней на стеблях, почек на листьях, новых розеток листьев на ползучих побегах определяет необычную жизнеспособность видов толстянковых. Особенно активен процесс почкообразования на листьях с последующим развитием молодых растений — деток, например у *Kalanchoe daigremontiana*. Виды рода *Sempervivum* формируют шаровидные розетки листьев на ползучих побегах, размножение (*S. soboliferum*)

тесно связано с сосновым лесом, где сухие сосновые шишки, падая в заросли молодила, разрывают стебельки, находящиеся между розетками листьев, и отбрасывают розетки на несколько метров в сторону. Среди толстянковых широко распространена сарментация. По данным С. Б. Гончаровой (2006), этот тип размножения на Дальнем Востоке встречается у представителей рода *Orostachys*. Другой тип специализированного вегетативного размножения — вивипария — у толстянковых бывает sporadически, при стрессовых воздействиях семена в листовках могут прорасти прямо на растении. У *Hylotelephium viviparum* (облигатно живородящий вид) вегетативные диаспоры образуются при прорастании семян в соцветии. Такое же явление мы наблюдали у *H. triphyllum* в подзоне средней тайги (рис. 2).

Для каудексообразующих видов толстянковых характерна сенильная партикуляция. Так, у старческих особей *R. rosea* на Приполярном Урале отмечается отмирание части каудекса, а другая часть может распадаться на фрагменты, несущие одиночные, слабо развитые побеги (Фролов, Полетаева, 1998). Нередки случаи механической (травматической) партикуляции. Резиды (базальный участок побега, несущий почки возобновления) легко обламываются под действием лавин, ливневых потоков, камнепадов, при оседании снега. Отделившиеся части корневищ укореняются, образуя новые особи. Это свойство широко используется при размножении *R. rosea*. Хорошо укореняются и дают генеративные побеги в год посадки отрезки корневищ длиной 3—5 см и толщиной 1.5—2 см (Положий, Ревякина, 1976). Способны к регенерации также верхушечные и пазушные почки, срезанные с небольшой частью корневища.

1.4. Представители толстянковых на европейском Северо-Востоке

Европейский Северо-Восток занимает обширную территорию. Климат здесь умеренно-континентальный с продолжительной холодной многоснежной зимой и умеренно теплым летом (Атлас Республики Коми., 1997). Вегетационный период в центральной зоне Республики Коми составляет 90—110 дней. Сумма биологически активных температур $>10^{\circ}\text{C}$ возрастает с севера на юг с 1200 до 2000 $^{\circ}\text{C}$. В центральных и южных районах выпадает 500—600 мм осадков в год, из них 75 % приходится на период апрель—октябрь. Обеспеченность растений влагой в основном удовлетворительная, количество осадков существенно выше испарения.

Зональное изменение климата на территории Республики Коми происходит хотя и постепенно, однако выражено достаточно четко. Летом повышение температуры воздуха идет строго с юга на север. Несколько нарушает эту закономерность Тиманский кряж, понижая температуру вследствие своей возвышенности. Весной растения начинают вегетацию с переходом средней суточной температуры воздуха через 5°C (на юге — в начале мая, на севере — в третьей декаде мая). На большей части территории заморозки прекращаются обычно в конце мая—первой декаде июня, на северо-востоке — в третьей декаде июня. Поэтому продолжительность безморозного периода на северо-востоке в 1.5—2 раза короче и составляет около 55 дней. Однако по всей территории (кроме южных районов) заморозки возможны в течение всего лета.

Июль — самый теплый месяц, средняя температура воздуха изменяется от $18.7\text{—}19.5^{\circ}\text{C}$ на юге до $14.6\text{—}16.7^{\circ}\text{C}$ на севере территории. На северо-востоке она составляет 13°C . В отдельные дни максимальная температура воздуха достигает 30°C . Минимальная температура воздуха в июле может составлять $3\text{—}1^{\circ}\text{C}$.

Прекращение активной вегетации растений начинается в третьей декаде августа—первой декаде сентября на большей части территории и во второй декаде августа — на северо-востоке. Заморозки нередки в третьей декаде августа—первой декаде сентября. Во второй—третьей декадах сентября происходит устойчивый переход температуры воздуха через 5°C , прекращается вегетация растений.

На территории европейского Северо-Востока России сем. Crassulaceae представлено тремя родами: *Rhodiola* L., *Sedum* L. и *Hylotelephium* H. Ohba. По современной классификации, все три рода входят в подсем. Sedoideae (рис. 3). Видовой состав подсемейства сравнительно не богат, всего 5 видов — *Hylotelephium triphyllum* (Haw.) Holub (= *Sedum purpureum* (L.) Schult.), *H. decumbers* (Lucé) V. Byalt (= *Sedum telephium* auct. non L. p. p.), *Rhodiola arctica* A. Boriss., *R. quadrifida* (Pall.) Fisch. et C. A. Mey., *R. rosea* L., *Sedum acre* L. (Бялт, 2001).

К настоящему времени наиболее изучена биология и экология родиолы розовой (*Rhodiola rosea* L.) — ценного лекарственного растения. В результате нерегламентируемого сбора корневищ *R. rosea* в качестве сырья снижается численность и разрушаются популяции растений. Это послужило основанием для включения данного вида в Красные книги различных рангов (Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР., 1975; Редкие и исчезающие виды флоры СССР., 1981; Редкие и нуждающиеся в охране., 1982; Красная книга Республики Коми., 1998).

Fam. Crassulaceae J. St.-Hil.

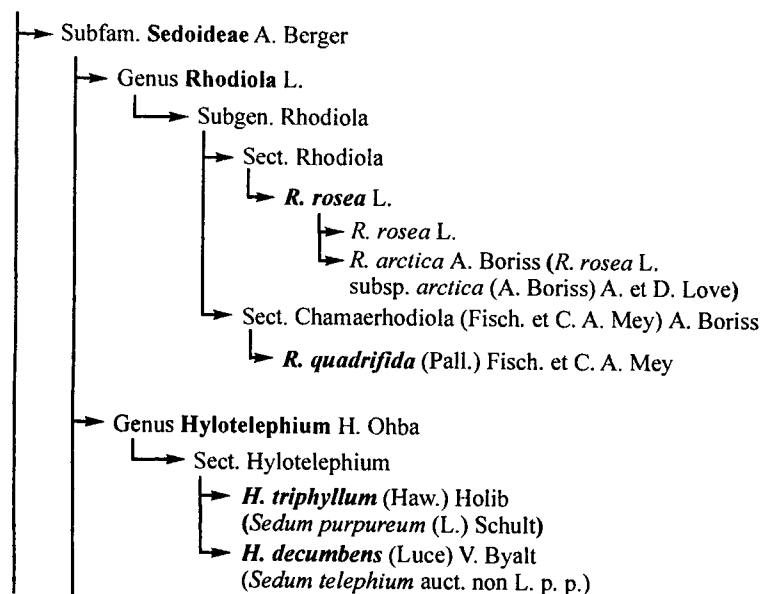


Рис. 3. Представители сем. Crassulaceae на Северо-Востоке европейской части России (по: В. В. Бялт, 2001).

R. rosea L. (родиола розовая, подсем. Sedoideae A. Berger., род *Rhodiola* L., секция *Rhodiola*) — полиморфный аркто-бореальный горный вид с почти циркумполярным распространением. Вид тундровой зоны, тундрового, альпийского и субальпийского поясов гор. На европейском Северо-Востоке *R. rosea* представлена популяциями, локализованными в уральской и арктической (приморской) частях ареала вдоль побережья Ледовитого океана (Филиппова, 1981). На территории Урала данный вид является перигляциальным реликтом, а в Арктике проходит граница его ареала (Горчаковский, 1975; Соболевская, 1991). В Республике Коми вид встречается на Урале, где из гольцового и горно-тундрового пояса спускается по долинам рек (Кожим, Косью, Сыня, Щугор, Илыч, верховья Печоры, Унья) в лесной пояс и лесную зону Предуралья (Фролов, Полетаева, 1998).

R. rosea — многолетнее травянистое растение, достигает 50 см высоты, с толстым горизонтальным или наклонным корневищем, покрытым буровато-серой отслаивающейся корой и переходящим в толстый корень (Флора Северо-Востока., 1976).

В горных районах и на плакорных территориях *R. rosea* занимает различные экологические ниши. Чаще всего особи встреча-

ются на сырых каменистых берегах и в долинах горных ручьев и рек, на осыпях, скалах, вдоль морских побережий. На прибрежных участках и островах Ледовитого океана растет в щебнистых или пятнистых суглинистых тундрах. В Сибири входит в состав различных ассоциаций родиолово-разнотравных высокогорных лугов. Нередко является эдификатором альпийско-луговых фитоценозов. Иногда в качестве субдоминанта встречается в разнотравных кедровых и лиственнично-кедровых субальпийских редколесьях (Краснов и др., 1979).

Ведущими экологическими факторами, определяющими жизненный ритм растений в местах естественного произрастания, являются суровый климат со значительными суточными перепадами температуры, интенсивная инсоляция, маломощный, бедный питательными веществами, почвенный покров. Растения обычно встречаются на влажных, хорошо дренированных участках с легкими песчаными или супесчаными почвами, а также на каменистых бечевниках, щебнистых склонах и скалах. Наиболее благоприятные условия для произрастания *R. rosea* — вдоль русел временных ручьев и водотоков. Они отличаются лучшей прогреваемостью и влагообеспеченностью. На побережье и островах растения хорошо развиваются на скалах в орнитогенных ценозах — местах гнездовий морских птиц (Андреева и др., 1987).

Согласно экологическим шкалам (Цыганов, 1983), *R. rosea* занимает промежуточное экологическое положение — между ксерофитами и мезофитами, по экологическому оптимуму является мезофитом, по градиенту богатства почв — олиготрофом.

Условия произрастания привели к образованию чрезвычайно разнообразных форм. В Европе вид представлен многочисленной серией рас и разновидностей. В пределах Арктики также наблюдается многообразие форм, причем ряд из них имеет хорошо очерченный ареал (Арктическая флора СССР, 1984). Большая полиморфность растения позволила выделить отдельные географические расы в ранг самостоятельных видов (Борисова, 1939; Андреева и др., 1987). Вместе с тем широкое варьирование различных морфологических признаков (например, длина цветоножек и цветоносов, интенсивность антоциановой окраски генеративных органов), скорее, может быть результатом гибридизации растений и позволяет рассматривать разновидности лишь в ранге подвидов, а не как виды (Арктическая флора СССР, 1984). В природе полиморфизм проявляется прежде всего в габитусе растений: кустистости, высоте побегов, форме листьев, количестве цветков, мощности корневой системы. Это затрудняет систематику видов рода. Существует немало критических видов

(*R. arctica* Borris, *R. iremelica* Boriss., *R. atropurpureum* (Turcz.) Trautv. et C. A. Mey), самостоятельность которых до сих пор дискутируется (Кожевников, 1988, 1989; Ишмуратова, 2006). Продолжаются выделение внутривидовых форм и вычленение видов по разным критериям — морфологическим, биохимическим, генетическим (Краснов и др., 1979; Куркин и др., 1986; Mort et al., 2001; Olfelt et al., 2001). Однако на фоне значительной морфологической изменчивости ряд биологических свойств *R. rosea* сохраняется и при перенесении в другие экологические условия (Коряк, 1976, 1977; Фролов, Полетаева, 1995, 1998).

Sedum acre L. (очиток едкий, подсем. Sedoideae Berger, род *Sedum*, секция *Sedum*) — средиземноморско-европейский вид, преимущественно европейский полизональный вид. Широко распространен почти по всей Западной Европе. Интродуцирован в Северную Америку, спорадически встречается также в Северной Африке и Малой Азии. Ареал *S. acre* охватывает территорию от Кольского п-ова до Крыма и Кавказа. Вид распространен в европейской части (лесные и степные области Европы), на Кавказе (в среднем горном поясе), в Западном и Восточном районах Закавказья, в Крыму и Карело-Лапландском районе, редко на юге Западной Сибири и в Малой Азии, а также в Северной Африке и Северной Америке (заносное). Известны его изолированные местонахождения в Омской и Тюменской областях Западной Сибири (Борисова, 1939; Пешкова, 1994). На побережье Северного Ледовитого океана встречается крайне редко, отмечены единичные находки только на Мурманском побережье (Арктическая флора СССР, 1984). На территории европейского Северо-Востока крайние северные местонахождения вида отмечены по реке Сысола, в среднем и нижнем течении рек Вычегда, Северная Двина, отдельные находки на Пинеге и Сояне, довольно часто на реках Луза, Летка, Вага, Онега (Флора Северо-Востока..., 1976).

S. acre — лугово-степной псаммофит, предпочитает сухие, часто возвышенные места, растет на полянах, в сухих сосновых лесах (на опушках сухих боров), по луговым склонам, железнодорожным насыпям, карьерам. Растения встречаются по берегам рек, на сухих прогреваемых склонах, реже на разреженных лугах (суходольных, малоразнотравных, злаково-разнотравных), а также на обочинах дорог и обрывах берегов, по надпойменным террасам рек, склонам оврагов, реже в поймах рек.

Это травянистое растение высотой 5—15 см с ползучим, ветвистым стеблем, на котором располагаются однолетние цветonoсные побеги. На стеблях располагаются одиночные желтые, звездчатые цветки. Стебли тонкие, прямые, иногда

более или менее восходящие, простые или маловетвистые, иногда разветвленные в средней части (Байрамов, Касумов, 1975). Распространяется дождем, вымывающим из коробочек мелкие семена.

Hylotelephium triphyllum (Haw.) Holub *Sedum purpureum* (L.) Schult. (очиток или очитник пурпурный, подсем. Sedoideae Berger, род *Hylotelephium*, секция *Telephium* S. T. Gray, подсекция *Erecticaulis* Praeger.) — евроазиатский вид таежной зоны, очень редко заходящий (или заносимый) в тундру. Ареал охватывает Европу (без Арктики и южных районов), лесную зону Сибири, Монголии, Дальний Восток, Китай, Японию, Северную Америку (заносное). На территории бывшего СССР распространен в европейской части, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке и в Средней Азии (Борисова, 1939). На европейском Севере все местонахождения *H. triphyllum*, возможно, связаны с заносом семян, тогда как на Дальнем Востоке в тундровом окружении встречается, как правило, вдали от населенных пунктов. Естественными местообитаниями вида здесь служат береговые обнажения и сухие южные склоны (Арктическая флора СССР, 1984).

На территории европейского Северо-Востока России встречается к югу от рек Пинега, Пижма, Усть-Цильма и Кожва. Много сборов отмечено на р. Северная Двина, в верхнем течении рек Мезень, Вычегда, Сысола, Илыч, Печора. Единичные находки отмечены в тундровой зоне, около Нарьян-Мара и Воркуты. На Урале, севернее хребта Сабля, сборов нет (Флора Северо-Востока..., 1976).

H. triphyllum обычен в лесной и лесостепной зонах, нередко встречается на опушках, полянах, среди кустарников по лугам, сосновым лесам, а также как сорное на полях, по заливным лугам, по окраинам лесных дорог, на вырубках и каменистых россыпях. На территории Республики Коми обычными местообитаниями являются закустаренные опушки, пойменные кустарники (преимущественно ива и шиповник), склоны, освещенные смешанные леса, вырубки, бечевники. Встречается на террасах, в пойме, надпойме и прирусловой части поймы, по берегам озер и ручьев, на травянистых лужайках и суходольных лугах, по обочинам грунтовых дорог и железнодорожным насыпям. Произрастает в ельниках, березняках и хвойных стланиках; на глинистой, песчаной и супесчаной почве, на известняках, сланцевых обнажениях и скалах. На Урале встречается в долинах рек, в лесном и изредка в горно-тундровом поясе. Вид приурочен к местам среднего уровня увлажнения и может быть отнесен к мезофитам (Давидюк, 1986).

H. triphyllum — это многолетнее поликарпическое травянистое растение высотой 50—60 см с клубневидно-утолщенными корнями. Побеги монокарпические, моноциклические, чаще одиночные или по два-три (в культуре может быть пять-десять), плотно облиственные, неразветвленные. Почки возобновления образуются в основании побегов, погруженные, «б»-типа (все листья плотно прижаты к оси, большинство из них смыкается над апексом, образуя защитный покров). Листорасположение очередное, листья уплощенные продолговато-яйцевидные. Цветки малиновые, пурпуровые, многочисленные. Подземная часть растения состоит из корней, утолщающихся в веретеновидные клубнекорни, и небольшого, чаще едва заметного, корневища. Растение легко размножается отрезками стеблей и клубневидных корней.

1.5. Полезные свойства растений

Лекарственные свойства. Некоторые виды сем. Crassulaceae издавна применяли в народной медицине. В настоящее время эти растения являются источником сырья для получения новых препаратов (Йорданов и др., 1976; Гнедков, Шретер, 1977). В народной медицине *S. acre* используют как эффективное средство при головной боли. Свежевыжатый сок применяют для обработки открытых ран (Grieve, 1981). Основными действующими веществами *S. acre* являются алкалоиды: седамин, селамин, седридин (Байрамов, 1975; Краснов и др., 1979).

Растение *H. triphyllum* используется как противовоспалительное и ранозаживляющее средство, экстракты из листьев эффективны при лечении фурункулов и карбункулов (Моегтап, 1998), пиелонефритов и раковых заболеваний (Grieve, 1981). Основными действующими веществами являются органические кислоты ди- и трикарбонового ряда, полисахариды группы рамногалактурозы (Sendl et al., 1993).

Вид *R. rosea* издавна применяется в нетрадиционной медицине северных народов. Особенно успешно используются спиртовые экстракты в качестве сильного адаптогенного средства (Уткин, 1931; Саратиков, Краснов, 2004). Показан кардиопротекторный эффект экстракта при стрессе (Маслова и др., 1994). Основным действующим веществом являются *п*-тирозол и его гликозиды.

Данные народной медицины подтвердились фармакологическими и клиническими исследованиями. Доказано экспериментально, что препараты из некоторых видов очитков проявляют

высокую биологическую активность (Бабенко, 1964). Препараты *R. rosea* оказывают действие, сходное с препаратами женьшеня и элеутерококка (Краснов и др., 1979; Растительные ресурсы..., 1996; Гарифуллина и др., 2000).

Декоративные свойства. В Европе в общем дизайне сада интенсивно используют виды родов *Sedum* и *Hylotelephium* (Stephenson, 1994). Растения *S. acre* способны быстро покрывать плотным ковром значительные площади даже в условиях Севера. Плотные «кусты» *H. triphyllum* делают сад максимально декоративным за счет разнообразно окрашенной листвы (Чопик и др., 1983; Сумароков, 2004).

Медоносные свойства. Растение *S. acre* является раннелетним медоносом (Блонская, Губа, 1990; Благовещенский, 1994). Растение обильно выделяет нектар даже в самую сильную засуху. Благодаря длительному цветению *H. triphyllum* обеспечивает пчел поздним взятком в течение августа и в начале сентября.

Подводя итоги изложенного в данной главе, необходимо отметить, что представители толстянковых отличаются высокой степенью полиморфизма. Это в значительной степени затрудняет их систематику. Систематическое положение более половины родов сем. Crassulaceae (в том числе *Sedum*, *Rhodiola* и *Hylotelephium*) дискуссионно. Основываясь на данных молекулярно-филогенетических исследований очитковых флоры Сибири и Дальнего Востока, С. Б. Гончарова (2006) заключила, что из 6 подсемейств, выделенных в таксономической системе А. Бергера, только одно (Crassuloideae) является естественным. Остальные подсемейства, включая и Sedoideae, высоко полифилетичны. Многообразие местообитаний в пределах ареала обуславливает большое разнообразие жизненных форм данных растений. Выявление особенностей функционирования морфологической и анатомической структуры подземных и надземных органов актуально в первую очередь для определения их адаптационных признаков к различным местообитаниям. Большинство представителей семейства является лекарственными и декоративными растениями, которые представляют интерес в качестве сырья для получения новых лекарственных препаратов. Однако сведения по многим видам данной группы весьма отрывочны. Вопросам их биоморфологии, биогеографии и онтогенетического развития посвящено весьма незначительное число работ. Практически отсутствуют сведения по биологии, экологии и физиологии представителей сем. Crassulaceae на Севере.

Глава 2

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СТРУКТУРА

2.1. Анатомическое строение вегетативных органов

На основании изучения анатомического строения вегетативных органов у 28 видов, относящихся к 7 родам сем. Crassulaceae, Г. М. Борисовской (1960) были выявлены характерные для всего семейства черты: недифференцированный на столбчатую и губчатую паренхиму мезофилл, мелкие хлоропласты в крупных клетках мезофилла, слабое развитие проводящей системы в стебле, мелкие клетки флоэмы.

Общая характеристика анатомического строения листа и стебля *S. acre* дана А. А. Байрамовым (1975). Показано, что лист не дифференцирован на столбчатую и губчатую ткани. Стебель округлый, покрытый однослойным эпидермисом, который к концу первого или на втором году жизни пробковеет.

Данные о строении листа *R. rosea* немногочисленны (Ильинская, 1990; Паутова, 1995). Показано, что лист дорсовентральный; палисадная ткань представлена двумя слоями, губчатая паренхима с 3—4 слоями рыхло размещенных клеток. Сведения об анатомическом строении вегетативных и генеративных органов *H. triphyllum* в литературе не обнаружены.

Нами проведено сравнительное изучение анатомической структуры основного фотосинтезирующего органа растений — листа трех представителей сем. Crassulaceae на европейском Северо-Востоке.

Анатомию листьев *H. triphyllum*, *S. acre* и *R. rosea* изучали на временных препаратах — поперечных срезах средней части листовых пластинок. Параметры мезоструктуры листа определяли по методикам А. Т. Мокроносова (1978) и Т. К. Горышиной (1989). Анатомическое строение стеблей и корней изучали на постоянных препаратах, которые изготавливали по методике З. П. Паушевой (1974). Срезы получали на санном микротоме (МС-2, Россия). Микропрепараты просматривали в микроскопе

Amplival (Германия). Объекты измеряли при помощи окуляр-микрометра МОВ-1-16х (ЛОМО, Россия) и фотографировали на пленку Kodak-400 при помощи МФН-11 (ЛОМО, Россия). Схемы рисовали с микрофотографий.

Лист. Согласно полученным данным, листья *H. triphyllum* — амфистоматные с преобладающим числом устьиц на верхней стороне. Клетки эпидермы листа округлые, незначительно утолщенные. В клетках эпидермы содержатся антоцианы, что придает листовой пластинке красноватый оттенок. Стенки клеток эпидермы равномерно утолщены по всему периметру. Антиклинальные стенки клеток верхней эпидермы извилисты, в клетках нижней эпидермы — от извилистых до почти ровных. Тип клеточного окружения замыкающих клеток — анизоцитный, характерный для представителей сем. Crassulaceae.

В зависимости от экотопа мезофилл листа *H. triphyllum* может быть разделен на палисадную и губчатую ткани или не иметь четкой дифференциации (рис. 4, А). При произрастании растений на открытых участках палисадная паренхима представлена 2—3 рядами клеток. Губчатая ткань состоит из четырех-пяти слоев рыхло размещенных клеток. При отсутствии четкой дифференциации листа мезофилл представлен 6—10 слоями разных по форме клеток. Специализированная водозапасающая ткань отсутствует. Проводящие пучки окружены тяжами колленхимы.

Листовые пластинки в средней части вегетативных и генеративных побегов *H. triphyllum* достоверно не различались по анатомическим показателям, за исключением объема клеток губчатой ткани и размера ксилемы в проводящем пучке листа (табл. 1).

Лист *S. acre* имеет характерную для большинства суккулентов структуру (рис. 4, В): водозапасающую ткань, толстую эпидерму, кутикулу. Эпидерма представлена одним слоем клеток с сильно извилистыми антиклинальными стенками с амфистоматическим расположением устьиц. Тип клеточного окружения замыкающих клеток анизоцитный, как и у большинства представителей этого семейства. Устьица находятся на одной плоскости с клетками эпидермы. Количество устьиц на верхней и нижней эпидерме было одинаковым и составляло 1.4 тыс.шт./см² (табл. 2).

Мезофилл состоит из 6—10 рядов крупных клеток, не дифференцированных на палисадную и губчатую паренхиму. Клетки округлой формы. Проводящие пучки листа окружены клетками водозапасающей ткани. Образование водозапасающего слоя происходит за счет клеток мезофилла, прилегающих к проводящему

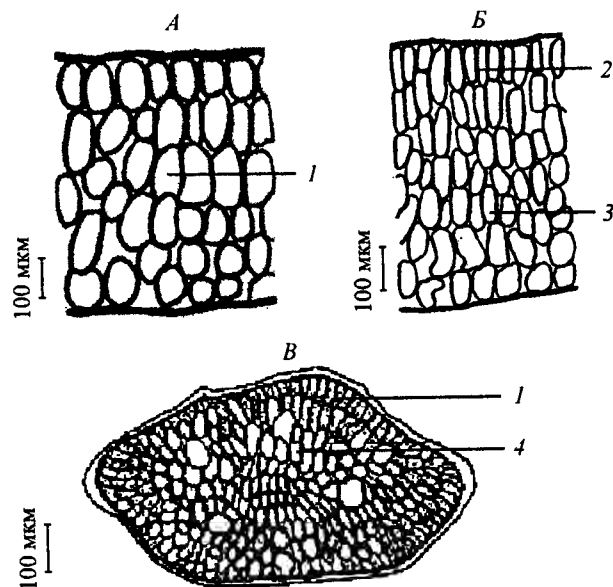


Рис. 4. Схема анатомического строения листьев *Hylotelephium triphyllum* (А), *Rhodiola rosea* (Б) и *Sedum acre* (В).

1 — ассимилирующая ткань, 2 — палисадная ткань, 3 — губчатая ткань, 4 — водозапасающая ткань. Схемы срисованы с оригинальных фотографий препаратов поперечных срезов листьев.

Рисунок Д. С. Бачарова.

пучку. Затем этот процесс охватывает клетки более отдаленных слоев. В результате запасаания воды в клетках происходит пространственное перераспределение хлоропластов, которые вначале занимают пристенное положение или же скапливаются в центре клетки, а затем исчезают (деградируют).

Нами проведено изучение строения листа *S. acre* в разные периоды: осенне-зимний, весенний и летний. Формирование листа происходит в конце лета—начале осени. В этот период образуется водозапасающая ткань, представленная клетками большого объема. Количество хлоропластов в клетках ассимилирующей ткани составляет около 70 шт. Толщина кутикулы верхней и нижней эпидермы в различные периоды достоверно не изменялась (табл. 3). Весной, когда растение еще находится под снежным покровом, клетки водозапасающей ткани меньше клеток хлоренхимы. Осенью объем этих клеток возрастал. Однако количество хлоропластов в расчете на клетку весной и осенью было одинаково. Величина КОХ (объем клетки, приходящийся на один хлоропласт) для клеток хлоренхимы достигает макси-

Таблица 1

Анатомические показатели листа вегетативного (1) и генеративного (2) побегов *H. triphyllum* (устье р. Сысолы, июль 2001—2003 г.)

Параметр	1	2
Толщина, мкм:		
лист	470 ± 20	430 ± 40
эпидерма	18 ± 2	17 ± 1
Число устьиц, тыс. шт./см ² :		
верхняя эпидерма	2.1 ± 0.5	2.6 ± 0.3
нижняя эпидерма	1.7 ± 0.4	2.5 ± 0.3
Количество слоев мезофилла, шт.	5	5—6
Толщина, мкм:		
палисадная ткань	196 ± 21	190 ± 28
губчатая ткань	253 ± 28	237 ± 38
Объем, тыс. мкм ³ :		
палисадная клетка	294	243
губчатая клетка	324	603*

Примечание. * — различия достоверны при $p \leq 0.05$.

мальных значений, 41 тыс. мкм³. В летний период клетки листа характеризовались наличием большого количества мелких хлоропластов. Количество хлоропластов в клетке летом увеличилось более чем вдвое по сравнению с осенне-зимним периодом, а величина КОХ снижалась до 10 тыс. мкм³.

Таблица 2

Анатомические показатели листа *S. acre* вегетативного (1) и генеративного (2) побегов

Параметр	1	2
Толщина, мкм:		
лист	1900 ± 40*	2500 ± 100
верхняя эпидерма	70 ± 9*	48 ± 4
нижняя эпидерма	37 ± 1	41 ± 2
кутикула	9 ± 1	11 ± 1
Число устьиц, тыс. шт./см ² :		
верхняя эпидерма	1.20 ± 0.1	1.37 ± 0.1
нижняя эпидерма	1.35 ± 0.1	1.40 ± 0.1
Количество слоев, шт.:		
ассимилирующая клетка	2 ± 0.4	3 ± 0.5
водозапасающая клетка	5 ± 0.2	6 ± 1.4

Примечание. * — различия достоверны при $p \leq 0.05$.

Таблица 3

**Показатели мезоструктуры листа *S. acre*
(данные 2002—2003 гг.)**

Показатель	Осень	Весна	Лето
Толщина, мкм:			
лист	1642 ± 142	1492 ± 237	2555 ± 87*
верхняя эпидерма	53.2 ± 2.7	62.3 ± 8.6	48.6 ± 5.7
нижняя эпидерма	38.4 ± 2.2	35.4 ± 1.9	33.4 ± 1.6
кутикула	13.8 ± 1	9.3 ± 1.2	—
Количество слоев, шт.:			
хлоренхимная клетка	8 ± 1	9 ± 1.2	11 ± 0.4
водозапасающая клетка	2 ± 0.2	3 ± 0.1	4 ± 0.1 *
Объем, тыс. мкм ³ :			
хлоренхимная клетка	1030 ± 170	2795 ± 560*	1735 ± 450
водозапасающая клетка	3800 ± 550	1400 ± 150*	—
Хлоропласт:			
количество в клетке, шт.	73 ± 9	73 ± 6.2	170 ± 14*
КОХ** (тыс. мкм)	41.2 ± 8.8	17.7 ± 0.2*	10.2 ± 2.2*

Примечание. * — различия между значениями в осенний период и в другие периоды достоверны при уровне значимости $p \leq 0.05$. ** КОХ — объем клетки, приходящийся на один хлоропласт. Прочерк означает, что измерения не проводили.

Таким образом, в зимний период листья у *S. acre* остаются зелеными, хлоропласты в клетках не разрушаются, водозапасающая ткань сохраняется. По-видимому, перед наступлением зимы происходит пространственное перераспределение части воды из водозапасающей ткани в ассимилирующую, где вода связывается осмотически активными веществами, предотвращая тем самым разрушение клеток водозапасающей ткани.

Лист *R. rosea* имеет типично дорсовентральное строение, состоит из столбчатого и губчатого мезофилла (рис. 4, Б) с биколлатеральным проводящим пучком в центре листовой пластинки. Эпидерма однослойная, с амфистоматическим расположением устьиц, которые находятся на одном уровне с эпидермальными клетками; стенки клеток эпидермы извилистого типа. Тип клеточного окружения замыкающих клеток анизоцитный. Особенностью листа *R. rosea* является более толстая (на 10—20 %) нижняя эпидерма по сравнению с верхней. По краю пластинки стареющих листьев в клетках верхней и нижней эпидермы может происходить накопление антоцианов. Палисадная ткань состоит из двух слоев клеток, губчатая представлена 5—6 слоями

клеток. Количество хлоропластов в клетках варьирует в пределах 55—65 штук.

Сравнительный анализ мезоструктуры листа трех видов сем. Crassulaceae выявил, что для них характерна более толстая листовая пластинка, чем у типичных мезофитных растений. Наиболее толстые листья имели растения *S. acre* (табл. 4). В отличие от *R. rosea* листья *H. triphyllum* и *S. acre*

Таблица 4

**Показатели мезоструктуры листьев растений *H. triphyllum*,
R. rosea и *S. acre*, культивируемых вблизи г. Сыктывкара
(подзона средней тайги)**

Параметр	<i>H. triphyllum</i>	<i>R. rosea</i>	<i>S. acre</i>
Площадь листа, мм ²	665 ± 95.5	276 ± 15	—
Толщина, мкм:			
лист	546 ± 15	483 ± 20	2552 ± 87
верхняя эпидерма	31.6 ± 0.4	22.9 ± 0.9	48.6 ± 5.7
нижняя эпидерма	30.4 ± 0.4	27.9 ± 1.6	33.4 ± 1.6
Число устьиц, тыс. шт./см ² :			
верхняя эпидерма	5.1 ± 0.5	7.8 ± 0.5	1.2 ± 0.3
нижняя эпидерма	2.6 ± 0.3	7.2 ± 0.6	1.4 ± 0.1
Количество слоев, шт.:			
ассимилирующая клетка	5.8 ± 0.1	7—8	10.9 ± 0.4
водозапасающая клетка	Отсутствует	Отсутствует	4 ± 0.1
Объем клетки*, тыс. мкм ³	420 ± 12	115 ± 13	1735 ± 450
Палисадная паренхима:	Отсутствует		Отсутствует
толщина ткани, мкм		158.4 ± 8.4	
число слоев, шт.		2	
Объем клетки, тыс. мкм ³		115 ± 13	Отсутствует
Губчатая паренхима:			
толщина ткани, мкм	Отсутствует	268.1 ± 13	
число слоев, шт.		5—6	
Объем клетки, тыс. мкм ³		34.1 ± 3.3	
Количество хлоропластов в клетке*, шт./клетку	51 ± 1	55 ± 4	170 ± 14
Объем хлоропласта, мкм ³	200 ± 7	140 ± 11	54.7 ± 7
КОХ*, тыс. мкм ³	8.2 ± 1.2	2.1 ± 0.1	10.2 ± 2.2

Примечание. * — клетки мезофилла под верхней эпидермой. Прочерк означает, что измерения не проводили.

не имеют четко выраженной дифференциации на палисадный и губчатый мезофилл, за исключением растений *H. triphyllum*, произрастающих на открытых участках. Вероятно, формирование палисадной ткани у *R. rosea* является результатом адаптации к произрастанию в горных условиях. У высокогорных растений наблюдается увеличение числа слоев и высоты клеток палисадной ткани (Мирославов, Кравкина, 1990). Эти признаки наблюдали у культивируемых растений *R. rosea* уральского происхождения в подзоне средней тайги, что может свидетельствовать об их генетической закрепленности. По данным некоторых авторов (Ильинська, 1990; Паутова, 1995; Ишмуратова, 2006), лист *R. rosea* дорсовентральный, в мезофилле присутствует палисадная ткань, состоящая из двух слоев плотно размещенных клеток. Вместе с тем некоторые исследователи у видов рода *Rhodiola* не отмечали разделения мезофилла на палисадную и губчатую ткани (Борисовская, 1960). Образование палисадной ткани в листьях *H. triphyllum* в ответ на высокую инсоляцию является общей реакцией для большинства мезофитных растений. Как будет показано в гл. 2, наиболее типичными местами произрастания *H. triphyllum* являются луга, в таких сообществах лист не имеет четкой дифференциации на палисадную и губчатую ткани.

Максимальный объем клеток мезофилла характерен для *S. acre*, наименьший — для *R. rosea*. По количеству хлоропластов в клетке в порядке их возрастания виды составляют ряд: *H. triphyllum* < *R. rosea* < *S. acre*. Максимальный объем хлоропластов был зафиксирован у *H. triphyllum*, минимальный — у *S. acre*.

Важно подчеркнуть, что из трех исследованных на Севере видов только у *S. acre* листья имели специализированные водозапасающие клетки. Наличие водозапасающей ткани, плохо развитый проводящий пучок, толстая эпидерма и кутикула сближают *S. acre* с суккулентами из областей с засушливым климатом. Листовые суккуленты имеют утолщенный лист, крупные клетки эпидермы и толстую кутикулу; эти показатели увеличиваются по мере возрастания степени суккулентности (Бутник, Тимченко, 1987). Крупные клетки обеспечивают запасание воды для перенесения засушливого периода (Nelson et al., 2005). Для клеток *S. acre* характерны более высокие, чем у *H. triphyllum* и *R. rosea*, величины КОХ. По данным А. Т. Мокроносова (1978), значение КОХ может быть показателем фотосинтетической активности вида. Растения с низкими значениями КОХ отличаются более высокой метаболической активностью, что позволяет им успешно конкурировать с другими видами. Величина КОХ у толстянковых возрастает с увеличением оводненности клетки, это может свидетельствовать о степени суккулентности растений.

Из анатомического анализа следует, что лист *S. acre* — это специализированный орган, позволяющий растению произрастать в условиях недостатка воды. Вероятно, наличие водозапасающей ткани в листе приводит к уменьшению его фотосинтетической функции. Структура и заданный ее функциональный диапазон представляют собой результат эволюционного процесса (Гамалей, 2004).

По данным М. И. Ишмуратовой (2002), у *R. iremelica* из южных ценопопуляций приспособление к недостатку влаги сопровождалось увеличением толщины пластинки листа. Образование толстого листа происходит за счет увеличения размеров клеток мезофилла. В экспериментах с *H. triphyllum* нами было показано, что в период 2-недельной почвенной засухи толщина листа достоверно возрастала за счет повышения объема клеток мезофилла (табл. 5). Вероятно, растения *H. triphyllum* и *R. rosea* могут выдерживать засушливые периоды за счет водозапасающих в вакуолях ассимилирующих клеток листа и клеточных структурах. Увеличение размеров клеток мезофилла в ответ на водный дефицит свидетельствует о проявлении суккулентных признаков у данных видов на клеточном уровне. Выявлено (Nelson et al., 2005), что возрастание объема клеток листа у суккулентов при засухе происходит за счет накопления низкомолекулярных веществ и увеличения оводненности клетки. Для некоторых двудольных суккулентов показано сочетание повышенной концентрации воды при очень высоком осмотическом давлении

Таблица 5

**Влияние засухи и засоления
на анатомическое строение листа *H. triphyllum***

Показатель	Контроль	Засуха	Засоление
Толщина, мкм:			
лист	549 ± 15.3	665 ± 31.7*	551 ± 13
верхняя эпидерма	31.6 ± 0.4	28.7 ± 0.3*	32.5 ± 0.8
нижняя эпидерма	30.4 ± 0.4	26.8 ± 0.3*	33.9 ± 1.1*
Объем клетки хлоренхимы, тыс. мкм ³	420 ± 12	752 ± 50*	640 ± 20*
Хлоропласт:			
количество в клетке, шт.	51.0 ± 1	67 ± 2.2*	51.2 ± 0.9
объем, мкм ³	200 ± 7	405 ± 17*	347 ± 10*
КОХ, тыс. мкм ³	8.2	11.2	12.5

Примечание. * — различия между контролем и опытом достоверны при $p \leq 0.05$.

клеточного сока (Шереметьев, 2005). Следует однако отметить, что *H. triphyllum* и *R. rosea* отличаются от истинно суккулентных растений отсутствием водозапасающего слоя, большой площадью листа. К тому же большое количество устьиц у этих видов может приводить к увеличению транспирационных потерь при фотосинтезе, что не характерно для суккулентных растений, произрастающих в жарком климате.

Условия среды сильно влияют на габитус, строение и функциональную активность растений. А. Т. Мокроносным (1978) разработан подход, позволяющий на основе изучения мезоструктуры листа выявить особенности структурно-функциональных адаптаций видов, которые принадлежат к разным систематическим и экологическим группам, и/или сопоставить фенотипические варианты одного вида. В большинстве работ объектами служили виды с листовой структурой мезофитного типа. Виды-суккуленты в этом отношении остаются мало исследованными.

Сравнение *H. triphyllum* и *S. acre* из различных местообитаний показало, что листья растений, произрастающих на пойменном лугу и культивируемых на делянке, различались между собой по ряду показателей (табл. 1 и 4). Растения на делянке превосходили луговые растения по толщине листовой пластинки и эпидермы, объему клеток мезофилла.

Анализ параметров мезоструктуры листа растений *R. rosea* разного происхождения, выращиваемых в условиях подзоны средней тайги, показал, что листья арктических растений имели более толстую листовую пластинку и меньшую площадь по сравнению с листьями уральских растений (табл. 6). Утолщение листа происходило за счет возрастания толщины слоев верхней и нижней эпидермы, увеличения размеров и объема клеток мезофилла. Объем палисадных клеток листа арктических растений в 4 раза, а объем клеток губчатой ткани в 10 раз больше по сравнению с растениями уральского происхождения. Палисадная ткань у обеих групп *R. rosea* состояла из двух слоев клеток. Число хлоропластов было одинаковым для клеток палисадной ткани, но различным для губчатой. Коэффициент КОХ клеток палисадной ткани был больше у арктических растений, которые превышали уральские растения по объему хлоропластов при равном их количестве (50—60 шт./клетку).

При изучении проводящей системы листа не выявлено достоверных различий в диаметре центрального проводящего пучка (табл. 7). У растений уральского происхождения на долю внешней и внутренней флоэмы приходилось соответственно 60 и 6 %, у растений арктического происхождения — 45 и 18 % от толщины пучка.

Таблица 6

**Показатели мезоструктуры листьев растений
R. rosea уральского (1) и арктического происхождения (2),
в условиях подзоны средней тайги**

Показатель	1	2
Площадь листа, мм ²	276 ± 15	147 ± 16*
Толщина, мкм:		
лист	483 ± 20	702 ± 25*
верхняя эпидерма	22.9 ± 0.9	32.8 ± 2.1*
нижняя эпидерма	27.9 ± 1.6	35.1 ± 2.1*
Число устьиц, тыс. шт./см ² :		
верхняя эпидерма	7.8 ± 0.5	7.0 ± 0.4
нижняя эпидерма	7.2 ± 0.6	7.5 ± 0.4
Палисадная паренхима:		
толщина ткани, мкм	158.4 ± 8.4	221.2 ± 10.7*
объем клетки, тыс. мкм ³	115 ± 13	502 ± 68*
Губчатая паренхима:		
толщина ткани, мкм	268.1 ± 13	481.3 ± 19.8*
объем клетки, тыс. мкм ³	34.1 ± 3.3	313.4 ± 27.0*
Количество хлоропластов шт./клетку:		
палисадная клетка	55.6 ± 4.6	55.8 ± 3.6
губчатая клетка	64.1 ± 7.0	43.1 ± 4.4*
Объем хлоропласта, мкм ³ :		
палисадная клетка	140.7 ± 11.3	333.7 ± 40.6
губчатая клетка	88.8 ± 12.2	312.4 ± 7.3
КОХ, тыс. мкм ³ :		
палисадная клетка	2.06 ± 0.12	8.99 ± 0.14*
губчатая клетка	0.5 ± 0.1	7.8 ± 0.9*

Примечание. * — различия достоверны при уровне значимости $p \leq 0.05$.

Следовательно, несмотря на длительное произрастание в одинаковых климатических условиях, растения уральского и арктического происхождения отличались по ряду анатомических показателей. Клетки верхней и нижней эпидермы у листьев арктических растений меньше по размерам, чем у уральских. Мелкие клетки эпидермы характерны для большинства арктических растений (Горышина, Киселева, 1982). Различия в толщине листа между растениями уральского и арктического происхождения связаны с размерами клеток мезофилла. Растения арктического происхождения имели более крупные клетки палисадного и губчатого мезофилла. Большие размеры клеток мезофилла листьев растений северных ценопопуляций отмечали и другие авторы (Кислюк и др., 1983).

Таблица 7

**Количественные показатели строения
центрального проводящего пучка листа *R. rosea*
уральского (1) и арктического (2) происхождения**

Показатель	1	2
Толщина, мкм:		
проводящий пучок	141 ± 10	123 ± 5
внешняя флоэма	63 ± 5	72 ± 3
внутренняя флоэма	27 ± 6	9 ± 3
ксилема	48 ± 4	40 ± 3
Доля тканей в пучке, %:		
внешняя флоэма	45 ± 2	60 ± 2
внутренняя флоэма	18 ± 4	6 ± 2.4
ксилема	37 ± 2	33 ± 2

Нами выявлено, что объем хлоропластов у растений арктического происхождения был больше, чем у уральского. Это согласуется с данными авторов, отмечавших повышение объема хлоропластов при продвижении растений на север вследствие увеличения парциального объема матрикса хлоропласта и объема пластоглобул (Мирославов, Яковлева, 1983). Одни авторы рассматривают это как прямую реакцию на затенение (Рабинович, 1953; Цельникер, 1975), другие, наоборот, как реакцию на избыток света (Шульгин, Ходаренко, 1969). Поскольку в наших опытах формирование листьев уральских и арктических групп происходило в одинаковых световых условиях, увеличение объема хлоропласта у растений арктического происхождения не могло быть только реакцией на свет. Различия в размерах хлоропластов некоторые авторы объясняли увеличением содержания воды в стромах (Гусев, 1974; Рибкина и др., 1981). Увеличение объема стромы хлоропласта у растений арктического происхождения как результат водозапасаения мало вероятно, поскольку растения не отличались по оводненности листьев. Можно предположить, что у растений арктического происхождения более крупные размеры хлоропластов обусловлены накоплением крахмала в их стромах. Арктические растения формировали одну генерацию побегов, уральские — чаще две. По-видимому, более продолжительный период жизни побегов при меньшем их габитусе способствовал депонированию части ассимилятов в листьях в виде крахмала.

Стебель. *H. triphyllum* на поперечном срезе имеет округлую форму и представлен следующими тканями: однослойная эпи-

дерма, первичная кора со слабовыраженной эндодермой, проводящий цилиндр и сердцевина (рис. 5, А). Эпидерма состоит из одного ряда малых округлых клеток с сильно утолщенными внешними стенками. Основная коровая паренхима (первичная кора) представлена в среднем 10 рядами паренхимных клеток со слабо утолщенными клеточными оболочками, перидерма отсутствует. В клетках паренхимы первичной коры содержатся хлоропласты. Колленхима пластинчатого типа, размещена непосредственно под эпидермой и состоит из 2—3 рядов клеток. Под колленхимой размещены 2—3 ряда клеток паренхимы со

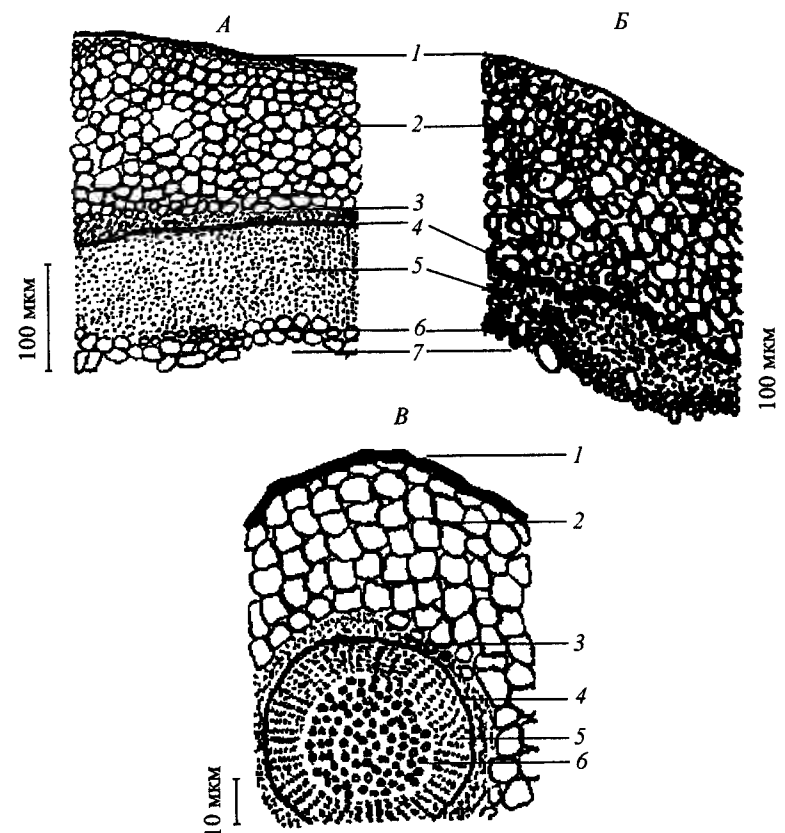


Рис. 5. Схема анатомического строения стеблей *Hylotelephium triphyllum* (А), *Rhodiola rosea* (Б) и *Sedum acre* (В).

1 — эпидерма, 2 — паренхима первичной коры, 3 — флоэма, 4 — прокамбий, 5 — ксилема, 6 — клетки сердцевинны, 7 — воздухоносная полость. Схемы срисованы с оригинальных фотографий препаратов поперечных срезов стебля.

Рисунок Д. С. Бачарова.

слегка утолщенными оболочками. Основные клетки коровой паренхимы тонкостенные. В первичной коре имеются межклетники. Первичную кору от центрального цилиндра отделяют клетки эндодермы. Проводящая система непучкового типа. Камбий представлен тонким слоем клеток. Сердцевина состоит из больших тонкостенных клеток. Центральная часть сердцевины разрушается, на ее месте образуется воздухоносная полость. Это отличает *H. triphyllum* от большинства суккулентов, у которых сердцевина сохраняется и несет функцию водозапасаания (Борисовская, 1960).

Стебель *S. acre* на поперечном срезе округлый и состоит из следующих тканей: эпидерма, первичная кора, флоэма, ксилема и сердцевина (рис. 5, В). Клетки эпидермы снаружи покрыты слоем кутикулы. Основная коровая паренхима стебля состоит из 6—8 слоев крупных рыхло расположенных клеток, в верхних слоях которых содержатся хлоропласты. Механические элементы развиты слабо, колленхима представлена 1—2 слоями слабо утолщенных клеток. Эндодерма выражена слабо. Над флоэмой в некоторых участках помещены одиночные клетки перицикла. Проводящая система непучкового строения, состоит из ксилемы в виде замкнутого кольца и охватывающей ее флоэмы. Основной объем проводящих тканей приходится на ксилему, флоэма состоит из 3—4 слоев мелких клеток. Центральная часть стебля занята 8—10 клетками слабо развитой сердцевины, клетки которой не разрушаются. Водозапасающую функцию в стебле *S. acre* выполняют клетки сердцевины и коровой паренхимы, механическую опору — тонкостенные клетки основной паренхимы под действием тургорного давления.

Стебель *R. rosea* на поперечном срезе округлый, покрытый однослойной эпидермой (рис. 5, Б). Первичная кора не имеет четко выраженной эндодермы и слоев перицикла. Стела состоит из двух зон: проводящего цилиндра и сердцевины. Первичная кора включает 13 слоев паренхимных клеток. Граница первичной коры и центрального цилиндра определяется клетками флоэмы. Проводящие ткани стебля не разделены на отдельные проводящие пучки. Центральная часть сердцевины разрушается, и на ее месте образуется воздухоносная полость.

Корневая система. Клубнекорень (коревой клубень) *H. triphyllum* — видоизмененный боковой и главный корень, запасающий питательные вещества (Паланов, 1989а; Heide, 2001). Утолщению подвергается базальная часть корня. Снаружи клубнекорень покрыт эпидермой (рис. 6, А). У старых клубнекорней накапливаются темноокрашенные вещества, что придает им коричневый цвет. Клубнекорни, формирующиеся в текущем

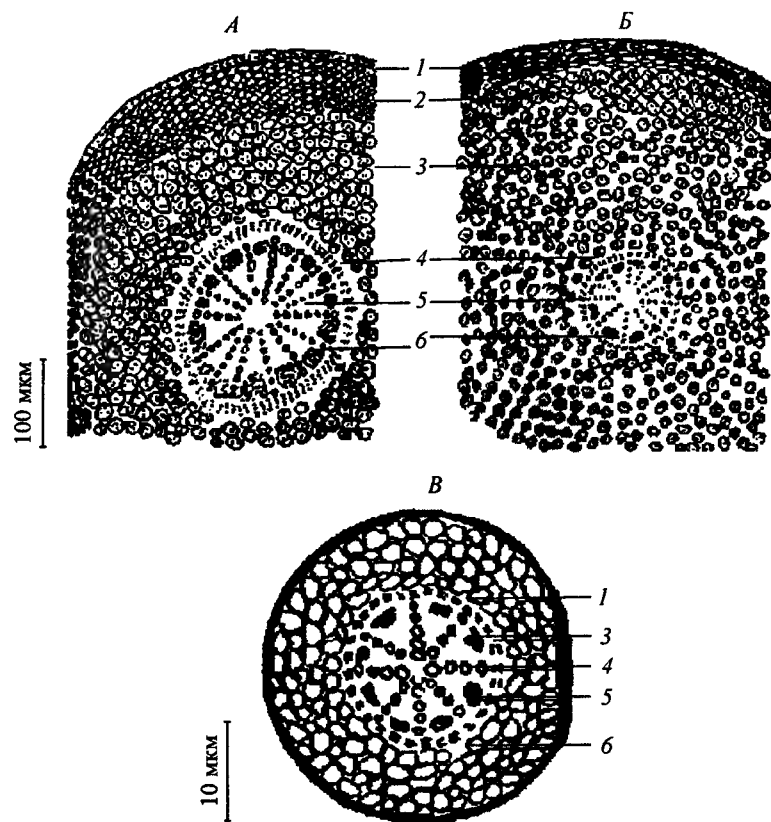


Рис. 6. Схема анатомического строения корней *Hylotelephium triphyllum* (А), *Rhodiola rosea* (Б) и *Sedum acre* (В).

1 — эпидерма, 2 — экзодерма, 3 — коровая паренхима, 4 — эндодерма, 5 — ксилема, 6 — флоэма. Схемы срисованы с оригинальных фотографий препаратов поперечных срезов корней.

Рисунок Д. С. Бачарова.

году, бело-желтого цвета. Первичная кора состоит из паренхимных клеток, содержащих крахмал. Крахмальные зерна простые, округлой и овальной формы. Первичная кора отделена от стелы одним слоем эндодермы. В центральном цилиндре проводящие сосуды ксилемы и флоэмы располагаются радиальными тяжами.

Анатомическое строение корней *R. rosea*, отходящих от каудекса (каулогенные, по Е. Л. Нухимовскому, 1997), схоже со строением клубнекорня *H. triphyllum* (рис. 6, Б). Первичная кора *R. rosea* в отличие от *H. triphyllum* представлена большим

количеством паренхимных клеток, которые содержат множество крахмальных зерен овальной формы.

Корневая система у *S. acre* мочковатого типа, представлена боковыми и придаточными корнями. Главный корень почти не отличается от боковых. Придаточные корни образуются на вегетативных и генеративных побегах, а также на стелющемся побеге. Корень (боковые) снаружи покрыт однослойной эпидермой (рис. 6, В). Коровая часть состоит из 4—5 слоев паренхимных клеток. В отличие от *H. triphyllum* и *R. rosea* в паренхимных клетках корня *S. acre* не обнаружено больших запасов крахмала.

На основании анализа результатов изучения мезоструктуры листа можно заключить, что из всех трех рассматриваемых видов только *S. acre* проявляет признаки истинно суккулентного растения при произрастании на европейском Северо-Востоке. Это позволяет растениям занимать хорошо освещенные, незакрытые травостоем песчаные насыпи вдоль дорог, поселяться в сосновых борах, где влагообеспеченность в отдельные периоды резко снижается. *H. triphyllum* и *R. rosea* могут выдерживать кратковременные периоды засухи за счет накопления воды в вакуолях хлорофиллсодержащих клеток.

Данные, полученные при изучении листьев растений *R. rosea* разного происхождения, указывают на отличия в их мезоструктуре, которые, по-видимому, отражают приспособления к условиям, действующим на растения в природных местообитаниях.

Стебель *H. triphyllum* и *R. rosea* сходного строения. В стебле *S. acre* сохраняется сердцевина, клетки которой, как и клетки первичной коры, имеют высокую оводненность. Вероятно, редукция механической ткани в стебле *S. acre* произошла из-за перехода к ползучему типу побега, его небольших размеров и высокого тургора паренхимных клеток.

Результаты изучения анатомического строения корней позволяют заключить, что корни трех видов имеют сходное строение. В отличие от *S. acre* в клетках коровой паренхимы клубнекорней *H. triphyllum* и корнях *R. rosea* происходит депонирование крахмала, что приводит к метаморфозам корней.

2.2. Морфологическая характеристика растений

***Rhodiola rosea*.** Система подземных органов растения состоит из мощного разветвленного каудекса, образующегося из коротких оснований отмирающих полурозеточных цветonoсных побегов (Нухимовский, 1976). Специализированный моноподи-

альный каудекс служит местом отложения запасных веществ, несет на себе остатки чешуевидных листьев, почки возобновления, придаточные корни (Hart, 1994). Вследствие отмирания паренхимы каудекса к концу жизни может происходить его партикуляция. Масса подземной части особи может достигать 3.5 кг (Степанов, Крылов, 1973). Почки возобновления покрыты плотными чешуевидными листьями, переходят в состояние покоя и успешно зимуют. Дополнительной защитой является способность втягивать почки в землю за счет контрактильности корневой системы.

Ранней весной образуются стебли количеством от 1—2 до многочисленных и высотой до 50—70 см. Снизу стебель покрыт чешуевидными листьями — остатками почечных чешуй, а выше — настоящими зелеными. Листья очередные, мясистые, сидячие, косо вверх направленные, длиной до 3.5, а шириной до 1.5 см. Листья почти цельнокрайние или зубчатые.

Цветки однополые, желтые или зеленоватые, четырехчленные, реже пятичленные. Количество цветков в соцветии сильно варьирует, может достигать 130 шт. Соцветие густое, цимбидное, многоцветковое, щитовидное. Выделяют разные типы цветков, различающихся количественно по соотношению частей цветка (Нухимовский и др., 1987). Плод — многолистовка, состоит из трех-пяти или одной-шести листовок; длина листовки до 11 мм. Семена растений от светло-коричневых до темных, длиной до 3 мм и шириной 1 мм. Плоды — красноватые, желто-зеленые листовки с коротким носиком и длиной 6—8 мм. Размножается в основном семенами.

Одним из способов выявления адаптивных стратегий растений и оценки их пластичности является сравнительный анализ структурно-функциональных параметров растений одноименных или близкородственных видов из различных частей ареала. О целесообразности использования морфологических параметров для характеристики популяций *R. rosea* свидетельствуют результаты изучения степени наследуемости полиморфных признаков. Незначительному расщеплению в потомстве подвергались следующие признаки: размер и форма листьев, листорасположение, высота побегов, размер и окраска соцветий (Коряк, 1976, 1977). Поэтому в качестве основных морфологических признаков мы анализировали численность, высоту, долю генеративных побегов и показатели листовой поверхности.

По нашим наблюдениям культивируемые в условиях подзоны средней тайги растения *R. rosea* начинали активно расти сразу же после таяния снега (начало мая). За вегетационный период растения уральской группы формировали две генерации побе-

гов, арктической — чаще одну. Поэтому при сравнении особей разного происхождения уральские растения характеризовали по побегам первой генерации. Учеты проводили в первой половине июня, когда растения находились в фазе цветения—начала плодоношения. Для описания морфологии использовали по 10—30 растений каждой группы. Определяли количество вегетативных и генеративных побегов, высоту наиболее развитых побегов, линейные размеры листьев.

Анализ данных показал, что растения отличались по количеству и высоте побегов (табл. 8). Количество побегов у растений уральского происхождения было в 1.5—2 раза выше, чем у ар-

ктических. У арктических особей в разные годы число побегов составляло 7—19 шт. Следует отметить, что этот признак отличался высокой индивидуальной вариабельностью. В некоторых случаях коэффициент вариации (C_v) превышал 100, а в среднем составлял 40—60 % (табл. 8). Максимальную высоту генеративных побегов имели особи из ценопопуляций Северного Урала, а минимальную — особи с архипелага Новая Земля (рис. 7). Признак высоты побегов был более стабильным, чем количество побегов (C_v — 20—50 %).

По доле генеративных побегов от общего числа побегов арктические растения превышали уральские в 1.5—2 раза. Доля генеративных побегов у уральских особей составляла 30—50, у арктических — 60—80 %.

Изменчивость морфологических и функциональных показателей под действием условий обитания широко освещена в современной литературе. Авторы обзоров, посвященных структурно-функциональным особенностям высокоширотных и

Таблица 8

**Характеристика побегообразования
культивируемых растений *R. rosea***

Группа	Число особей, n	Количество побегов, шт./особь				Степень генеративности, %
		генеративных	вегетативных	всего	C _v , %	
19—29 июня 1999 г.						
1	68	5.5 ± 0.6	13.3 ± 1.2	18.8 ± 1.4	66	31
2	21	8.2 ± 1.1	7.7 ± 1.1	15.9 ± 1.6	36	51
3	11	5.3 ± 1.3	2.1 ± 0.5	7.4 ± 1.4	62	75
4	22	8.1 ± 1.5	4.1 ± 0.8	12.2 ± 1.7	74	66
26—30 мая 2000 г.						
1	20	9.7 ± 1.9	23.0 ± 3.5	32.7 ± 4.0	53	30
2	10	18.4 ± 2.9	12.8 ± 3.2	31.2 ± 4.3	47	59
3	18	11.2 ± 1.7	2.1 ± 0.6	13.3 ± 1.8	52	84
3 июня 2000 г.						
1	59	8.5 ± 1.1	17.2 ± 1.6	25.7 ± 1.9	54	33
2	13	15.9 ± 2.8	4.1 ± 1.2	20.0 ± 3.0	55	79
4	15	14.1 ± 4.0	2.5 ± 0.9	16.6 ± 4.1	102	85
7—8 июня 2001 г.						
1	25	14.2 ± 2.9	34.0 ± 3.7	48.2 ± 4.7	47	29
2	14	20.9 ± 3.7	37.1 ± 6.1	58.0 ± 7.1	38	36
3	12	16.1 ± 3.1	3.8 ± 1.3	19.9 ± 3.4	68	81
4	8	7.6 ± 2.3	1.4 ± 0.8	9.0 ± 2.7	71	84

Примечание. 1 — Северный Урал, 2 — Приполярный Урал, 3 — о-в Вайгач, 4 — архипелаг Новая Земля.

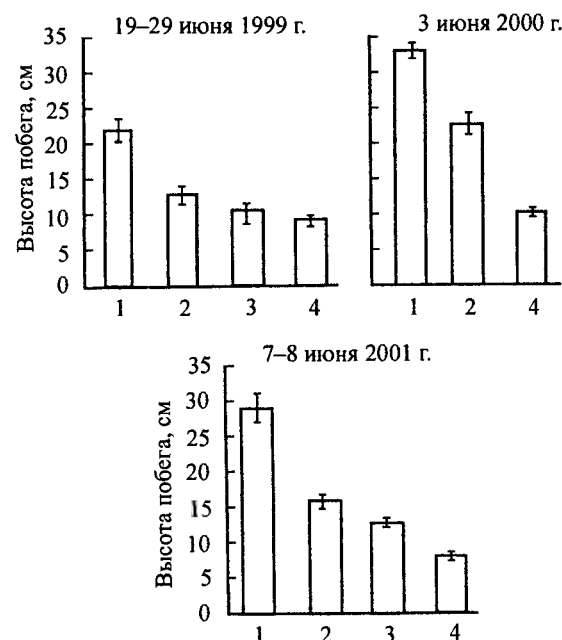


Рис. 7. Высота генеративных побегов *Rhodiola rosea* разного географического происхождения.

1 — Северный Урал, 2 — Приполярный Урал, 3 — о-в Вайгач, 4 — архипелаг Новая Земля.

горных видов, неоднократно отмечали изменение морфологических показателей, структуры листового аппарата и его функций при адаптации к условиям обитания (Mooney, Billings, 1961; Korner et al., 1989). Однако не всегда условия среды отражаются на внешних морфологических показателях и габитусе растений. Так, Вудворд и Пижо (Woodward, Pigott, 1975) указывают на большую стабильность морфологических признаков, листовой поверхности, устойчивость ростовых процессов *Sedum rosea* (L.) Scop. в разных климатических условиях по сравнению с *S. telephium* L. В ценопопуляциях на высотах от 25 до 625 м над ур. м. в горах Англии популяции достоверно не отличались по максимальной высоте побегов, проективному покрытию, ростовым показателям. Высота высокогорных растений *S. rosea* составляла в среднем 6 см. Сравнительный анализ данных по *R. rosea* из разных частей ареала позволяет заключить, что в Арктике габитус растений заметно меньше, чем в горных районах Северного и Приполярного Урала (Морозова и др., 1997; Фролов, Полетаева, 1998; Лавриненко и др., 1998), что позволяет говорить о различной силе действующих факторов в этих ценопопуляциях.

По данным ряда авторов (Ким, 1976а, 1983; Казаринова, 1977; Андреева и др., 1987; Нухимовский и др., 1987; Ишмуратова, Сацыперова, 1998), интродукция *R. rosea* в более благоприятные условия приводит к ускорению темпов развития выращиваемых растений. В культуре наблюдается повышение побегообразования, облиственности, размера ассимиляционных органов, количества почек возобновления, массы. У вегетативно размноженных растений увеличение активности ростовых процессов происходит быстрее, чем у растений, выращенных семенным способом.

Наши исследования показали, что растения уральского и арктического происхождения при культивировании в условиях подзоны средней тайги сохраняли высоту, характерную для естественных местообитаний, но у них изменялось соотношение между генеративными и вегетативными побегами. В большей мере это касается арктических растений, что связано, вероятно, с реализацией их потенциальных возможностей в более благоприятных климатических условиях и продолжительностью сезона вегетации. Как уже отмечалось, доля генеративных побегов у арктических растений, культивируемых в подзоне средней тайги, достигала 60—80 % от общего числа и была в 2—3 раза выше, чем у растений в естественных местообитаниях (25—30 %). В культуре у растений из арктических популяций наблюдали несколько вариантов онтогенеза: g-g-g-g; g-v-g; g-v-v-g (Фролов,

Далькэ, 1999), что расширяет адаптивные возможности особей в ценопопуляции при изменении условий обитания.

Сравнение растений разного географического происхождения по параметрам листа и листовой поверхности выявило, что они не отличались по количеству листьев на вегетативных и генеративных побегах (рис. 8). По общему числу листьев на побег и формаций листьев, чешуевидных и ассимилирующих, растения Северного Урала в 2.5—3 раза превышали растения с архипелага Новая Земля. Остальные группы растений занимали промежуточное положение и достоверно не различались по количеству ассимилирующих листьев. Число листьев коррелирует с высотой побега. По данным (Лавриненко и др., 1998), размах изменчивости показателя количества листьев на побеге существенно снижается в самой крайней (северной) исследованной популяции растений *R. rosea* (архипелаг Новая Земля). На Урале этот показатель выше в 1.5 раза (Фролов, Полетаева, 1998).

Линейные размеры листьев генеративных побегов у арктических особей *R. rosea* заметно ниже по сравнению с уральскими (рис. 9). Анализ данных показал, что ширина пластинки листьев — менее изменчивый показатель, чем длина. Листья верхнего, среднего и нижнего ярусов растений разного происхождения и в разные годы мало отличались по этому параметру. Растения уральского происхождения превышали все остальные исследованные группы по площади листьев в 1.5—3 раза (рис. 9).

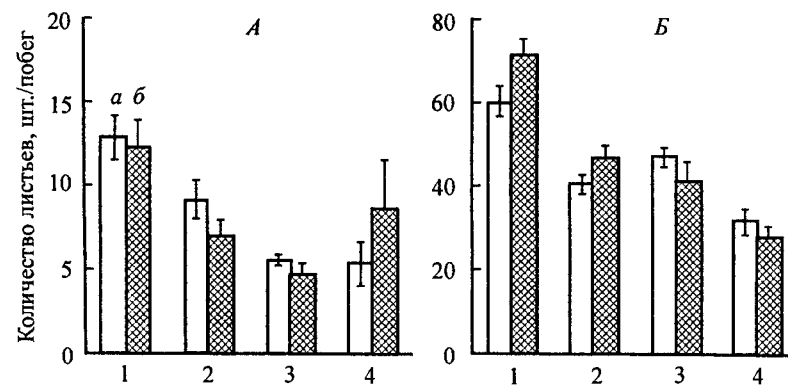


Рис. 8. Количество чешуевидных (А) и ассимилирующих (Б) листьев побегов растений *Rhodiola rosea* разного происхождения, произрастающих на делянке.

1 — Северный Урал, 2 — Приполярный Урал, 3 — о-в Вайгач, 4 — архипелаг Новая Земля, 7—8 июня 2001 г.; а — генеративный, б — вегетативный побег.

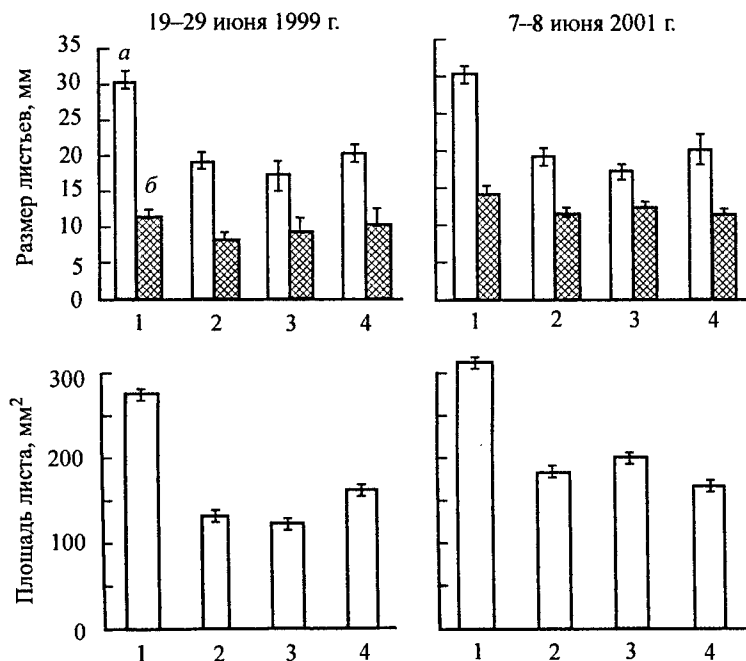


Рис. 9. Линейные размеры и площадь листьев среднего яруса генеративных побегов растений *Rhodiola rosea* разного происхождения. 1 — Северный Урал, 2 — Приполярный Урал, 3 — о-в Вайгач, 4 — архипелаг Новая Земля; а — длина, б — ширина.

Индекс пластинки листа (ИПЛ) — отношение длины листа к максимальной ширине имеет систематическое значение. В разные годы этот показатель варьировал от 1.3 до 1.9. Листья верхнего яруса отличались наибольшей величиной ИПЛ по сравнению с листьями других ярусов (табл. 9). По степени убывания ИПЛ ярусы листьев можно расположить в следующем порядке: верхний—средний—нижний. Согласно исследованиям (Паутова, 1993), *R. rosea* относится к растениям с ИПЛ 2—4. По данным Ю. М. Фролова и И. И. Полетаевой (1998), уральские особи разных ценопопуляций *R. rosea* характеризуются широкой изменчивостью этого показателя. Величина индекса варьирует от 1 до 4. ИПЛ, равный 2—3, характерен для особей, которые произрастают в субальпийских и притеррасных экотопах. С продвижением растений в горы ИПЛ снижается до 1—2, а в условиях Арктики — до 1.7. В других работах (Ишмуратова, Сацыпеева, 1998) показано увеличение морфометрических признаков листовой пластинки у интродуцированных в Башкирию особей

Таблица 9

Размеры листьев верхнего яруса генеративного побега культивируемых растений *R. rosea*

Группа	Длина, мм	Ширина, мм	Индекс пластинки листа	Площадь листа, мм ²
19—29 июня 1999 г.				
1	26 ± 1	7 ± 1	3.7	148 ± 1
2	17 ± 1	6 ± 1	2.8	83 ± 1
3	15 ± 2	7 ± 1	2.1	86 ± 2
4	19 ± 1	8 ± 1	2.3	127 ± 1
3 июня 2000 г.				
1	24 ± 1	9 ± 1	2.7	175 ± 1
2	19 ± 2	6 ± 1	3.2	92 ± 2
4	15 ± 1	8 ± 1	1.9	97 ± 1
7—8 июня 2001 г.				
1	24 ± 2	9 ± 1	2.7	175 ± 2
2	17 ± 1	6 ± 1	2.8	83 ± 1
3	20 ± 1	7 ± 6	2.9	114 ± 6
4	18 ± 2	8 ± 1	2.3	117 ± 2

Примечание. 1 — Северный Урал, 2 — Приполярный Урал, 3 — о-в Вайгач, 4 — архипелаг Новая Земля.

R. rosea по сравнению с дикорастущими в горах Урала и Алтая. Авторы отмечают, что в новых условиях возрастали линейные размеры, площадь листовых пластинок растений, увеличивался индекс пластинки листа.

Как видно из табл. 10, общая площадь ассимилирующей поверхности арктических растений в 2000 г. в период плодоношения была в 2 раза меньше по сравнению с уральскими и составляла в среднем 3.5—4 дм². В 1999 и 2000 г. уральские растения формировали общую листовую поверхность площадью около 8 дм².

По относительным показателям листовой поверхности — относительной площади и относительной массе листьев — особи разного происхождения мало отличались между собой (табл. 11). Величина отношения массы листьев к их площади (УППЛ) у всех групп растений возрастала к концу вегетации в 1.5 раза. Наибольшие величины этого показателя имели листья *R. rosea* в конце вегетации 1998 г.

Таблица 10

**Показатели листовой поверхности *R. rosea*
в фазе плодоношения**

Показатель	2—5 июля 1999 г.	21—28 июля 2000 г.	
	1	1	2
ПЛ, дм ²	7.6 ± 2.3	7.8 ± 1.7	3.6 ± 1.0
ОПЛ, дм ² /г	0.24 ± 0.09	0.16 ± 0.04	0.18 ± 0.06
УППЛ, г/дм ²	0.66 ± 0.08	0.50 ± 0.03	0.55 ± 0.40
УПЛ, дм ² /г	1.5 ± 0.6	2.0 ± 0.6	1.8 ± 0.7
ОМЛ, г/г	0.16 ± 0.05	0.08 ± 0.02	0.10 ± 0.03

Примечание. ПЛ — площадь листьев растений, ОПЛ — относительная площадь листьев, УППЛ — удельная поверхностная плотность листьев, УПЛ — удельная площадь листьев, ОМЛ — относительная масса листьев, 1 и 2 — уральские и арктические растения соответственно.

Чешуевидные листья выполняют защитную функцию почек возобновления (Федоров и др., 1956; Соболевская, 1984). Как правило, у хамефитов чешуевидных листьев больше в 4—5 раз, чем у геофитов или гемикриптофитов. Кроме того, количество чешуевидных листьев зависит от экологических условий произ-

Таблица 11

**Сезонная динамика
удельной поверхностной плотности листьев *R. rosea*, г/дм²**

Дата	1	2	3	4
<i>1998 г.</i>				
Июнь	1.05 ± 0.09	1.00 ± 0.06	1.05 ± 0.10	0.80 ± 0.05
<i>1999 г.</i>				
Июнь	0.52 ± 0.04	0.62 ± 0.04	0.67 ± 0.04	0.53 ± 0.04
Июль	0.66 ± 0.09	0.75 ± 0.15	0.78 ± 0.07	—
Август	—	—	0.56 ± 0.02	—
<i>2000 г.</i>				
Май	0.49 ± 0.04	0.56 ± 0.03	0.51 ± 0.03	0.54 ± 0.08
Июнь	0.51 ± 0.04	0.55 ± 0.05	0.55 ± 0.05	0.62 ± 0.01
Июль	0.51 ± 0.02	0.61 ± 0.04	0.73 ± 0.05	0.65 ± 0.05
Август	0.73 ± 0.04	—	0.70 ± 0.25	—

Примечание. 1 — Северный Урал, 2 — Приполярный Урал, 3 — о-в Вайгач, 4 — архипелаг Новая Земля. Прочерк означает, что измерения не проводились.

растения растений (Фролов, Полетаева, 1998). Наши исследования показали, что у растений уральского происхождения количество чешуевидных листьев на побеге было в 2 раза больше, чем у растений арктического происхождения.

В целом полученные результаты позволяют заключить, что растения *R. rosea* уральского и арктического происхождения при перенесении в подзону средней тайги различались между собой по количественным признакам структуры побега: количеству и высоте стеблей, размеру, форме и площади листовых пластинок, индексу пластинки листа, количеству листьев на побеге. Можно полагать, что уменьшение габитуса растения и снижение листовой поверхности с продвижением растений на север оправданы с энергетической точки зрения.

Sedum acre. Корни растений тонкие, диаметром 0.5—0.8 мм, светло-бурые. Как правило, имеют моноподиальное ветвление, но при отмирании конуса нарастания переходят к симподиальному нарастанию. Длина корней в среднем равняется 7—9 см. Основную массу составляют боковые и придаточные корни; максимальное количество придаточных корней наблюдается в весенний и осенний периоды.

Стебли *S. acre* тонкие, диаметром 0.7—0.9 мм, шнуровидные, ползучие, голые, прямые, иногда более или менее восходящие (приподнимающиеся), простые или маловетвистые, в средней части иногда разветвленные, с располагающимися на верхушках желтыми, звездчатыми цветками. Нарастание системы побегов симподиальное. Растение образует стелющийся и укореняющийся главный побег и восходящие генеративные и вегетативные побеги, при этом вегетативные побеги — колончатые из-за черепитчато-расположенных листьев, а генеративные — удлиненные с расставленными листьями. Генеративные ортотропные побеги достигают высоты 11 см; главные вегетативные плагиотропно-ортотропные — до 15 см и имеют в среднем 64—65 междоузлий; высота ортотропных вегетативных побегов не превышает 3—3.5 см.

Сравнение растений из разных ценопопуляций показало, что с продвижением на север длина генеративных побегов уменьшалась примерно вдвое, число цветков в соцветии — в 1.5 раза. Габитус вегетативных побегов не изменялся. Сравнительное изучение растений из природных ценопопуляций подзоны средней тайги и культивируемых на делянке выявило (табл. 12), что у растений в культуре больше высота генеративных побегов и число цветков в соцветии.

Число листьев на генеративных и вегетативных побегах в фазу бутонизации составляло около 28 шт. Количество листьев на

Таблица 12

**Морфометрические характеристики листа *S. acre*
из природных ценопопуляций**

Параметр	Подзона южной тайги		Подзона средней тайги	
	1	2	1	2
Длина, мм	4.1 ± 0.3	5.0 ± 0.1	3.7 ± 0.2	4.8 ± 0.1
Ширина, мм	2.2 ± 0.1	2.9 ± 0.08	2.1 ± 0.08	2.84 ± 0.07
Толщина, мм	1.9 ± 0.04	2.5 ± 0.1	1.8 ± 0.04	2.3 ± 0.1
Площадь листовой пластинки, см ²	0.6 ± 0.02	1.0 ± 0.02	6.2 ± 0.1	9.8 ± 0.09
Индекс листовой пластинки	1.8 ± 0.07	1.72 ± 0.05	1.7 ± 0.08	1.66 ± 0.03

Примечание. 1 — вегетативный побег 1—2 года жизни, 2 — генеративный побег 3—4 года жизни.

вегетативном побеге оставалось относительно постоянным в течение всей вегетации в отличие от генеративного побега, у которого число листьев к фазе цветения снижалось до 9 шт., а к фазе плодоношения побег становился голым.

Листья очередные, мелкие — до 5 мм длиной и 2—3 мм шириной, сидячие и мясистые. В очертании они треугольно-овальные (яйцевидно-цилиндрические) или эллиптические (округлые) с тупым основанием, редко почти конические, с притупленной верхушкой, на спинке при основании имеется небольшой горбик.

Листорасположение очень тесное, в 5 и 7 оборотов; листья на генеративных побегах расставлены шире, чем на бесплодных. Угол расхождения главной спирали, выраженный в долях окружности стебля на цветущих и не цветущих побегах, равен 5/13 и 7/18 соответственно. Как видно из данных табл. 12, показатели длины, ширины и толщины листа генеративного побега *S. acre* были в 1.3 раза, а площадь листовой пластинки в 1.5 раза больше, чем у бокового вегетативного побега. В зональном плане достоверных различий в размерах листа *S. acre* не выявлено.

Цветки *S. acre* сидячие, собраны в раскидистое, реже сжатое соцветие — полузонтик. Соцветие дихазальное, сложное, двух-четырех-, реже трех-пятыветвистое, каждая ветвь представляет собой вторично упрощенное цимозное соцветие типа монохазий.

Цветок состоит из пятираздельной чашечки, пяти раздельных лепестков венчика, десяти тычинок, расположенных в два

ряда, и пяти пестиков. Околоцветник двойной. Чашелистики продолговато-яйцевидные, до основания свободные, сизовато-зеленого или желтоватого цвета, до 3 мм длиной, с небольшой шпорой в основании. Венчик в 2—3 раза длиннее чашечки, раздельнолепестный, пятилепестковый. Лепестки ланцетные или линейно-ланцетные, с заостренной верхушкой; ярко желтого или золотисто-желтого цвета, от 4.5 до 6.4 мм длиной и 2 мм шириной. Тычинки немного короче лепестков, из них 5 супротивны лепесткам и прикреплены к ним. Пестики с верхней завязью. Плодолистики 3.5—4.5 мм длиной, растопыренные, ланцетные, вздутые, с длинным стилодием. Между лепестками и тычинками у основания завязи находятся маленькие нектарники в виде чешуек. Форма подпестичных чешуй — прямоугольная с шириной, превышающей длину. Цветки *S. acre* протеоандричны: сначала созревают 5 наружных, затем 5 внутренних тычинок, и только после того, как пыльники опадут, раскрываются 5 рылец. Каких либо различий в морфометрических характеристиках цветка у растений исследованных ценопопуляций в подзонах южной и средней тайги и растений, произрастающих в других районах, не обнаружено.

Плод *S. acre* апокарпный, по типу гинецея — олигомерный. Многолистовка (сборная листовка) пятилистовая, циклическая, сросшаяся у основания, звездчатая по форме. Листовки 3.5—4.5 мм длиной, ланцетные с короткими прямыми шиловидными носиками, звездчато-расходящиеся; отходят от цветоноса под углом примерно 30° (отклоненные); бледно-зеленого или беловатого цвета. Согласно нашим и более ранним наблюдениям (Сидорук, 1987), плоды *S. acre* раскрываются только в дождливую погоду, семена вымываются дождевыми каплями. Семена овальные, очень мелкие. Число семян в листовке в среднем составляло 7—8 шт., размеры семян варьировали незначительно; во всех изученных ценопопуляциях и в культуре их длина составляла в среднем 0.6 мм, ширина — 0.3 мм (табл. 13). Семена, собранные в разные годы, не отличались по размеру. Окраска семян изменялась от желто-бурой до бледнокрасновато-бурой, реже была светло-коричневой.

Hylotelephium triphyllum. Подземная часть растений представлена коротким, слабо выраженным косовертикальным корневищем и веретеновидными метаморфизированными корнями (клубнекорень), постепенно переходящими в обычные тонкие, нитевидные, ветвящиеся корни.

Согласно А. В. Паланову (1989а), клубнекорни чаще всего находятся на глубине 5—10 см от поверхности земли. По данным других авторов и нашим наблюдениям, характер и глубина зале-

Таблица 13

Морфометрические характеристики семян *S. acse*

Место сбора семян	Год сбора	Длина, мм			Ширина, мм		
		$x \pm m$	lim	C_v	$x \pm m$	lim	C_v
Подзона южной тайги	2001	0.67 ± 0.06	0.55—0.75	8.8	0.32 ± 0.03	0.25—0.35	9.9
Подзона средней тайги	2002	0.61 ± 0.06	0.5—0.75	10.3	0.27 ± 0.04	0.2—0.35	15.6
Растения в культуре	2001	0.67 ± 0.05	0.6—0.75	7.2	0.33 ± 0.02	0.3—0.35	7.6
	2002	0.63 ± 0.06	0.5—0.7	9.5	0.31 ± 0.04	0.2—0.35	14
	2003	0.65 ± 0.05	0.55—0.75	8.0	0.32 ± 0.02	0.3—0.35	7.7

гания корневищ и клубнекорней весьма различны. В работе (Антропова, Частухин, 1995) отмечено, что корневище *H. triphyllum* располагается в подстилке, а в грунт заглубляются только тонкие части придаточных корней. Наши наблюдения показали, что в зависимости от местообитания встречаются растения с подземными органами, расположенными как у поверхности почвы, так и на значительной глубине. Число и размеры клубнекорней изменяются в зависимости от возраста и условий обитания растения в зональном и в эколого-ценотическом градиенте. В подзоне средней тайги размер клубнекорня варьировал у растений разных возрастных состояний от 1.2×0.25 до 4.3×0.9 (см) (рис. 10), а число сформировавшихся клубнекорней — от 4 до 21. С возрастом (до среднегенеративного состояния растения) количество клубнекорней в расчете на растение увеличивалось, затем резко сокращалось у постгенеративных особей, но при партикуляции опять возрастало. В зональном направлении с севера на юг число клубнекорней уменьшалось в 1.3—1.5 раза. Наибольшее количество сформировавшихся клубнекорней (до 21 у генеративных особей) имели растения в подзоне крайнесеверной тайги. Длина клубнекорня в подзонах средней и южной тайги была заметно больше (в 1.3 раза), чем у растений в подзоне северной тайги, ширина, наоборот, увеличивалась в направлении к югу.

Стебель *H. triphyllum* — простой или слабо изогнутый, прямостоячий, зеленый или розовато-зеленый, неопушенный, ежегодно отмирающий. Побеги монокарпические, моноциклические; за вегетационный период растения *H. triphyllum* формируют

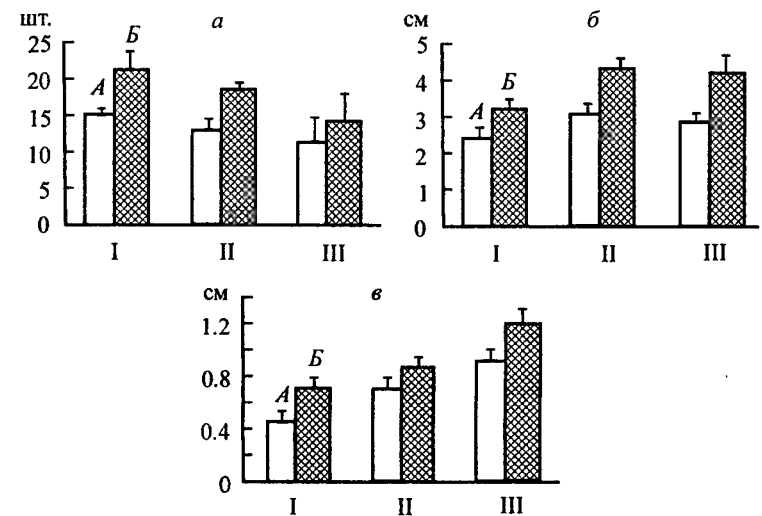


Рис. 10. Зональная изменчивость морфологических параметров клубнекорней вегетативных (А) и генеративных (Б) растений *Hylotelephium triphyllum*.

I, II и III — подзоны северной, средней и южной тайги соответственно; а, б и в — количество, длина и диаметр клубнекорня.

только одну генерацию побегов. В основании надземных побегов ежегодно образуются почки возобновления, которые могут быть погружены в почву или выходят на поверхность почвы.

Морфометрические показатели растений *H. triphyllum* варьировали в зависимости от локализации ценопопуляций (табл. 14). Наибольшая высота генеративных и вегетативных побегов *H. triphyllum* была у растений, произрастающих в подзоне южной тайги, и составляла 80 и 40 см соответственно (рис. 11). Наименьшую высоту имели растения, обитающие в верховьях р. Щугор (подзона северной тайги) и в Усть-Цилемском районе (подзона крайнесеверной тайги). В целом высота генеративных побегов в подзоне южной тайги была в 1.8—2 раза, а вегетативных — в 1.5 раза больше, чем в подзонах средней и северной тайги.

Кроме широтного градиента на высоту *H. triphyllum* влияют экологические условия произрастания. В подзоне средней тайги растения, произрастающие под пологом леса, были значительно ниже, чем растения пойменного луга. В то же время между лесными и луговыми растениями Северного Урала различия не наблюдались. По-видимому, это связано с освещенностью: в березовых лесах Северного Урала низкая сомкнутость крон.

Таблица 14

Морфометрическая характеристика растений *H. triphyllum* в разных местообитаниях (2002 г.)

Подзона	Экотоп	Высота побега, см	Число листьев, шт./побег	Площадь листа, см ²	Число побегов, шт./растение
Южная тайга	Пойменный луг на границе с лесом	81.9 ± 5.9	32.6 ± 4.8	7.6 ± 1.0	6 ± 2.1
Средняя тайга (среднее течение р. Вычегда)	Пойменный лес	62.1 ± 4.6	39.2 ± 5.6	6.0 ± 1.1	5.9 ± 1.7
		33.2 ± 3.1	32.6 ± 1.5	9.0 ± 0.9	2.1 ± 0.7
Северная тайга (верхнее течение р. Щугор)	То же	32 ± 3.7	37.2 ± 4.7	4.7 ± 0.8	3.0 ± 0.7
		31 ± 3.9	38.3 ± 5.1	3.9 ± 0.7	5.8 ± 1.1
Крайнесеверная тайга (устье р. Пижма)	Обочина дороги	39.7 ± 7.9	28 ± 5.2	6.5 ± 0.8	3 ± 0.5
		59.9 ± 1.2	44.5 ± 1.3	5.9 ± 0.9	9.3 ± 1.1
Средняя тайга	Растения в культуре				

Высота побегов *H. triphyllum* зависит от высоты травостоя и общего проективного покрытия. Так, в пойме р. Вычегда наибольших значений высота растений достигала в овраге с высотой травостоя 70—90 см, а наименьших — в центре луга с разреженным и низким травостоем высотой 30—40 см и под пологом леса, где отмечали общую угнетенность растений (табл. 15, рис. 12).

Листья *H. triphyllum* густо покрывают молодые побеги, имеют продолговато-яйцевидную или продолговато-овальную форму (вытянуто-округлые), в верхней части выемчато-зубчатые, темно-зеленые либо красные. Листовая пластинка почти плоская, немного утолщенная, со слегка выпуклым килем под средней жилкой; листья голые, с гладкой поверхностью и более или менее ровным либо неравномерно-зубчатым краем. Основание листа клиновидное или лишь у верхних листьев округлое, но не стеблеобъемлющее (в отличие от близкого *H. triphyllum* в систематическом и в морфологическом отношении вида — *H. maximum*). Листорасположение — очередное, супротивное либо спиральное (по 3 листа), при этом у побегов одного и того же растения можно наблюдать

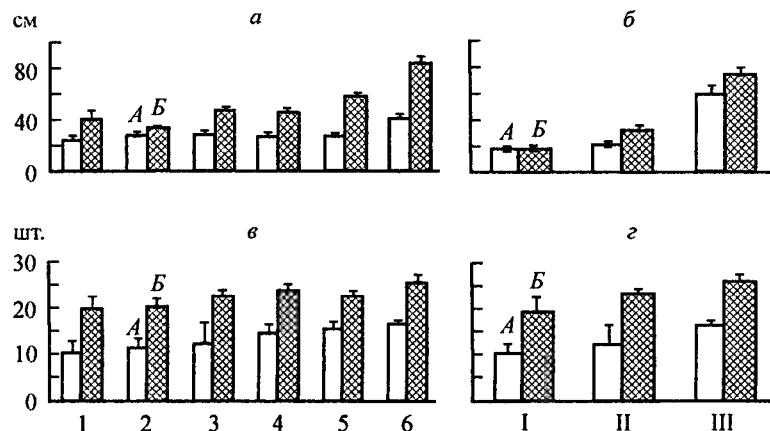


Рис. 11. Высота (а, б) и количество междоузлий (в, г) вегетативных (А) и генеративных (Б) побегов *Hylotelephium triphyllum* в ценопопуляциях подзоны северной (I), средней (II) и южной (III) тайги европейского Северо-Востока.

1 — среднее течение р. Пижмы, 2 — верховья р. Щугор, 3 — среднее течение р. Вычегды, 4 — устье р. Сысолы, 5 — среднее течение р. Сысолы, 6 — бассейн р. Луза.

Таблица 15

Морфометрические параметры *H. triphyllum* в различных экотопах в подзоне средней тайги

Экотоп	Высота растения, см	Количество листьев, шт.	Площадь листовой пластинки, см ²	Высота травостоя, см	Общее проективное покрытие травостоя, %
Под пологом леса	33 ± 3	32.6 ± 1.5	9 ± 0.9	< 30	< 15
Овраг	72 ± 6	41.5 ± 4.6	8.9 ± 2.6	80—90	85—90
Центральная часть луга	44 ± 4	32 ± 5.8	5.8 ± 1.0	20—30	60—65
Задерненная часть луга	61 ± 4	37.1 ± 4.2	7.3 ± 1.5	40—50	60—70
Окраина луга с кустарником	62 ± 4	39.2 ± 5.6	8.6 ± 0.2	55—60	65—75

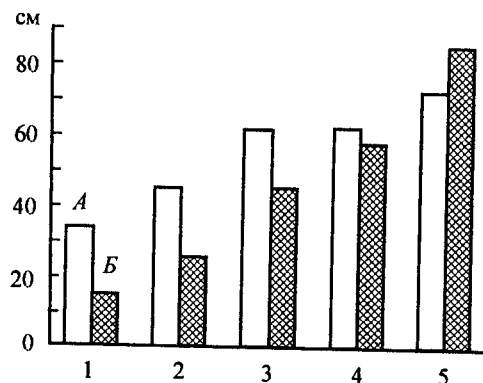


Рис. 12. Высота (А) растений *Hylotelephium triphyllum* и высота травостоя (Б) в подзоне средней тайги; экотопы. 1 — под пологом леса, 2 — овраг, 3 — центральная часть луга, 4 — задерненная часть луга, 5 — окраина луга с кустарником.

разное листорасположение. Этот морфологический признак большинство авторов (Борисова, 1939; Бордзіловский, 1953; Флора Северо-Востока., 1976; Омельчук-Мякушко, 1978; Скворцов, 2000) рассматривают как систематический.

Листья, находящиеся в основании стебля, более мелкие, чешуевидные, рано опадающие. Имеют форму от треугольной до продолговато-ланцетной, цвет обычно красный или красно-зеленый. Их количество в среднем составляет 6—8 шт.

Количество листьев у растений *H. triphyllum* увеличивается по градиенту от северной тайги к средней; в подзоне южной тайги количество листьев на побегах уменьшается за счет раннего опадания (рис. 13). Число листьев варьировало в пределах 16—26 шт. на вегетативном побеге и 28—42 шт. — на генеративном.

Достоверных отличий в длине листа среднего яруса генеративного и вегетативного побега у растений, произрастающих в разных подзонах, не обнаружено. Ширина листа составляла 1.5—2 см у вегетативных побегов и от 2 до 2.5 см — у генеративных побегов (рис. 13). Величина ИПЛ у листьев вегетативных побегов составляла 2, генеративных — 3. Площадь листа зависела от эколого-ценотических условий местообитания. В подзоне средней тайги площадь листовой пластинки у растений, обитающих под пологом леса, была в 1.5 раза выше, чем на пойменном лугу (рис. 14).

Соцветие *H. triphyllum* цимозное, многоцветковое, щитковидно-метельчатое; может быть как метельчатым с хорошо выраженными междоузлиями и очередными паракладиями, так и

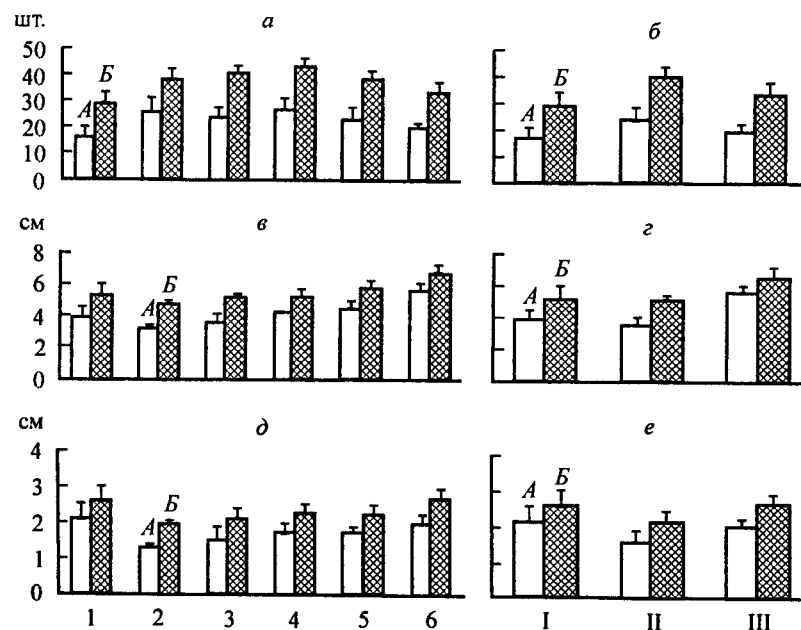


Рис. 13. Влияние экологических условий на количество листьев (а, б), длину (в, г) и ширину (д, е) листа среднего яруса вегетативных (А) и генеративных (Б) побегов *Hylotelephium triphyllum*.

Остальные обозначения, как на рис. 11.

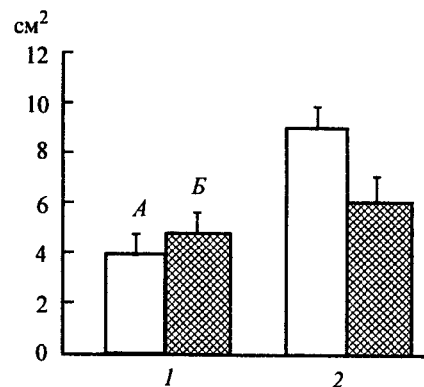


Рис. 14. Площадь листа среднего яруса побегов *Hylotelephium triphyllum*, произрастающих под пологом леса (А) и на пойменном лугу в разных ценозах в верховьях р. Шугор (1) и в бассейне р. Вычегды (2).

плотным, выпуклым щитковидным. Диаметр, высота и разветвленность соцветий увеличиваются по градиенту с севера на юг. На северной границе ареала диаметр соцветия у растений среднего возраста генеративного состояния был в 1.4 раза меньше, чем у растений в подзоне средней тайги, и почти вдвое меньше по сравнению с растениями подзоны южной тайги. Высота соцветия растений на границе ареала в 2 раза меньше, чем в подзоне средней тайги, и почти в 3 раза меньше, чем в южной. В подзоне южной тайги в соцветии растений было в среднем 290 цветков, что в 1.6 раз больше, чем в средней, и почти в 4 раза больше, чем в северной точке распространения в пределах Республики Коми.

Цветок *H. triphyllum* полный, обоеполый, симметричный, актиноморфный (правильный), циклический, подпестичный с верхней завязью; околоцветник двойной свободнопестичный, неопушенный. Окраска в течение жизни цветка не меняется, лепестки имеют ланцетную форму, на цветоножке расположены под углом 95°. Цветоножка короткая, толстая, голая, цельная; цветоножка выпуклая. Чашечка пятичленная, подпестичная, несросшаяся, гладкая. Венчик пятичленный, лепестки розовые, пурпуровые, реже зеленовато-розовые. Пестиков — 5, тычинок — 10, из них 5 прикреплены к лепесткам. Согласно нашим данным, ширина цветка составляет 7—10, длина — 4—7 мм. Длина чашечки обычно не превышает 1/3 длины венчика (2.12 ± 0.1 мм), число чашелистиков варьирует от 4 до 5, чаще пять. Пыльца имеет желтый или коричневый цвет. Длина тычинок либо немного меньше длины лепестков, либо приближается к их длине и составляет около 4.5 мм, число тычинок — 9—10, чаще 10. В цветке имеется 5 (реже 4 и 6) пестиков размером 4.3 мм. Венчик от ярко-розового или пурпурного цвета до светло розового представлен пятью лепестками длиной 5 мм. Нектарники прямоугольной формы (длина больше ширины). Морфологические показатели цветка были одинаковыми во всех исследованных районах европейского Северо-Востока.

Плод *H. triphyllum* — сложная циклическая, бокаловидно-цилиндрическая многосемянная многолистовка, образованная 5—6 свободными прямыми листовками продолговато-яйцевидной или веретеновидной формы, прикрепленными к цветоножке при помощи короткой ножки, имеют ребристо-сетчатую по жилкам поверхность и заканчиваются короткими тонкими отклоненными носиками.

Семена от светло-коричневого и желто-коричневого до темно-коричневого цвета, вытянутой продолговато-яйцевидной, реже клиновидной формы, заостренные с обоих концов, имеют

Таблица 16

Морфометрические характеристики семян *H. triphyllum*

Место сбора семян	Год сбора	Длина, мм			Ширина, мм		
		$x \pm m$	lim	C_v	$x \pm m$	lim	C_v
Пойма р. Луза (подзона южной тайги)	2001	1.90 ± 0.09	1.75—2	4.7	0.45 ± 0.04	0.4—0.5	9
	2000	1.87 ± 0.11	1.45—2	5.8	0.41 ± 0.04	0.3—0.5	11
	2001	1.78 ± 0.18	1.25—2	9.9	0.40 ± 0.04	0.3—0.45	9
	2002	1.74 ± 0.18	1.15—2	10.3	0.36 ± 0.05	0.15—1.45	15
	2003	1.88 ± 0.11	1.45—2	5.9	0.43 ± 0.05	0.35—0.5	11
Устье р. Пижма (подзона крайнесеверной тайги)	2003	1.78 ± 0.21	1.1—2	11.9	0.33 ± 0.08	0.1—0.45	28
	2001	1.68 ± 0.12	1.4—2	7	0.50 ± 0.03	0.4—0.55	6
	2001	1.84 ± 0.16	1.4—2	8.9	0.47 ± 0.05	0.35—0.55	11

бороздчатую поверхность со слабо выраженным сетчатым рисунком. Размеры семян в длину 1.7—1.9 мм и в ширину 0.3—0.4 мм. Достоверных различий по морфометрическим характеристикам семян в обследованных нами районах не выявлено, однако у растений из ценопопуляций крайнесеверной тайги наблюдалась достаточно высокая вариация, особенно по ширине семени (табл. 16).

Таким образом, на основании анатомо-морфологического изучения видов сем. *Crassulaceae*, произрастающих на европейском Северо-Востоке, можно заключить, что только *S. acre* проявляет признаки истинно суккулентного растения при продвижении в подзону средней тайги. *H. triphyllum* и *R. rosea* можно охарактеризовать как суккулентоподобные растения, способные выдерживать кратковременные периоды засухи за счет накопления воды в вакуолях хлорофиллсодержащих клеток.

С продвижением на Север у *H. triphyllum* и *R. rosea* уменьшается габитус растений. Однако в отличие от *R. rosea* у *H. triphyllum* морфологические показатели более переменные и сильнее зависят от эколого-ценотических условий произрастания, чем от зонального градиента распространения вида. При перенесении и длительном выращивании растений *R. rosea* в одинаковых условиях функциональная структура сохраняет признаки, характерные для растений из природных популяций.

В полном жизненном цикле растения обычно выделяют четыре периода — латентный, прегенеративный, генеративный, постгенеративный, которые характеризуются целым комплексом качественных признаков и определенными морфофизиологическими изменениями. На разворачивание генетической программы индивидуального развития сильное влияние оказывают факторы внешней среды. Под их воздействием изменяются размеры и морфологическая структура растений, ритм их развития, длительность и последовательность прохождения этапов онтогенеза, функциональная активность и многие другие параметры. Поливариантность онтогенетического развития способствует максимальному приспособлению вида к условиям среды (Жукова, 1995).

3.1. *Rhodiola rosea*

Морфологические особенности и онтогенез *R. rosea* — представителя рода *Rhodiola* L. — подробно описаны для растений, произрастающих в естественных местообитаниях на Алтае и в Саянах (Нухимовский, 1975, 1997; Днепровский, Ким, 1975; Ким, 1976а; Казаринова, 1983), на Кольском п-ове (Андреева и др., 1987; Филиппова, 1990), на Урале (Пережогин, 1995; Морозова и др., 1997; Фролов, Полетаева, 1998). Исследования растений в условиях культуры проведены в Московской обл. (Нухимовский, 1976; Нухимовский и др., 1987), на Алтае (Днепровский и др., 1975; Ревина и др., 1976), на Кольском п-ове (Андреева и др., 1987), в Республике Коми (Фролов, Полетаева, 1998; Фролов, Далькэ, 1999; Далькэ, Головкин, 2005) и Республике Марий Эл (Ведерникова, Никандрова, 2000), Башкирии (Ишмуратова, Сацыперова, 1998; Ишмуратова, 2006).

В результате изучения онтогенеза *R. rosea* в различных частях ареала были описаны основные возрастные группы и вы-

явлены вариации жизненного цикла. Полный жизненный цикл *R. rosea* длится в природе до 50 и более лет. Е. Л. Нухимовским (1975) отмечены особи возрастом около 300 лет.

Продолжительность жизни *R. rosea* на Приполярном Урале ниже, чем на Алтае (Фролов, Полетаева, 1998). Этими авторами описаны четыре возрастные группы растений *R. rosea*: ювенильная, имматурная, генеративная и сенильная. Ювенильная группа представлена проростками (особи с двумя семядолями, гипокотиль переходит в тонкий главный корень с несколькими придаточными корнями), всходами (помимо семядолей появляются один-два настоящих листа) и ювенильными растениями (особи возрастом 1—10 лет с одним побегом). Имматурная группа включает имматурные особи в вегетативном состоянии без следов партикуляции каудекса и взрослые вегетативные кустящиеся особи со следами партикуляции. Генеративная группа представлена кустящимися молодыми (без следов партикуляции), средневозрастными и старыми генеративными особями, различающимися по степени партикуляции. Сенильная группа представлена кусочками партикул с одиночными вегетативными побегами.

По данным Ю. М. Фролова и И. И. Полетаевой (1998), в предгенеративный период онтогенез особей *R. rosea* семенного происхождения протекал однотипно, но с различной продолжительностью отдельных этапов (рис. 15). В зависимости от условий формирования семян большинство растений семенного происхождения переходят к цветению на третьем году жизни. В генеративном периоде возможно несколько вариантов развития: 1) классический (молодые → средневозрастные → старые генеративные); 2) после обильного плодоношения молодые генеративные особи переходили во взрослое вегетативное состояние и находились в нем 1—3 года; 3) средневозрастные генеративные особи в результате партикуляции переходили во взрослое вегетативное, а из него — в молодое генеративное состояние. Полный жизненный цикл проходили отдельные особи, обитающие преимущественно в альпийском и гольцовом экотопах. Эти данные свидетельствуют о поливариантности онтогенеза *R. rosea* на Приполярном Урале.

Базовый возрастной спектр уральских ценопопуляций *R. rosea* нормальный, полночленный, двувёршинный; максимумы приходятся на состояние проростков и молодое генеративное; доля синильных особей низкая (Ишмуратова, 2006). Основываясь на анализе данных по доле генеративных особей в общей численности взрослых растений, Ю. М. Фроловым и И. И. Полетаевой (1998) было сделано заключение о том, что наилучшие условия для обитания *R. rosea* отмечены в субальпийском поясе, а худшие — в прирусловых экотопах.

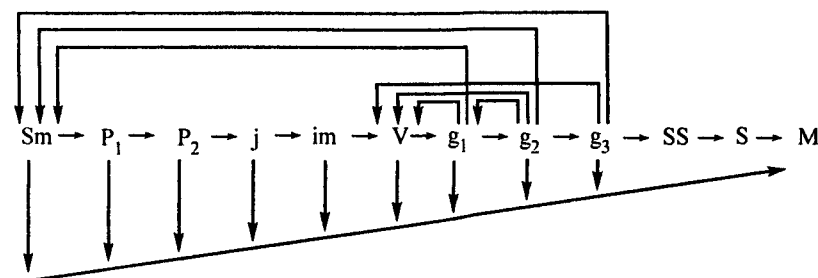


Рис. 15. Поливариантность онтогенеза *Rhodiola rosea* в условиях европейского Северо-Востока.

Sm — семена, P₁ — проростки, P₂ — всходы, j — ювенильные, im — имматурные, V — взрослые вегетативные, g₁, g₂, g₃ — молодые, средневозрастные и старые генеративные, SS — субсенильные, S — сенильные особи, M — отмирание (по: Фролов, Полетаева, 1998).

Большую роль в самоподдержании ценопопуляций играет семенное размножение. Семена *R. rosea* имеют длину 1.7—1.8 мм и ширину 0.5—0.6 мм, обратнойцевидную, яйцевидную, удлинённуюцевидную, продолговатую и ланцетную формы (Андреева и др., 1987; Нухимовский и др., 1987). У растений *R. rosea*, культивируемых на европейском Северо-Востоке в подзоне средней тайги, семена имели вытянутую форму, на конце с небольшим крылом; их длина составляла 1.5, ширина — 0.5 мм; поверхность тесты — ребристая.

По степени зрелости и способности к прорастанию у *R. rosea* выделены следующие типы семян: 1) не имеющие покоя (Фролов, Полетаева, 1998); 2) в состоянии физического покоя, который обусловлен водонепроницаемостью семенных оболочек (Ким, Днепровский, 1973); 3) в физиологическом покое, который вызван недоразвитием зародыша (Нухимовский, 1976); 4) в состоянии комбинированного покоя из-за недоразвития зародыша и водонепроницаемости семенных оболочек (Фролов, Полетаева, 1998). По мнению Ю. М. Фролова и И. И. Полетаевой (1998), разнокачественность семян определяется главным образом погодными условиями в период их формирования и созревания. Считается, что о типе покоя семян *R. rosea* свидетельствует окраска семенной кожуры; она варьирует от светло-желтой до темно-коричневой, почти черной. Более полную оценку семян можно получить на основании детального изучения их анатомического и физиологического состояния. Сведения об анатомо-физиологических особенностях семян *R. rosea* в литературе единичны (Мандрик, Голышкин, 1973).

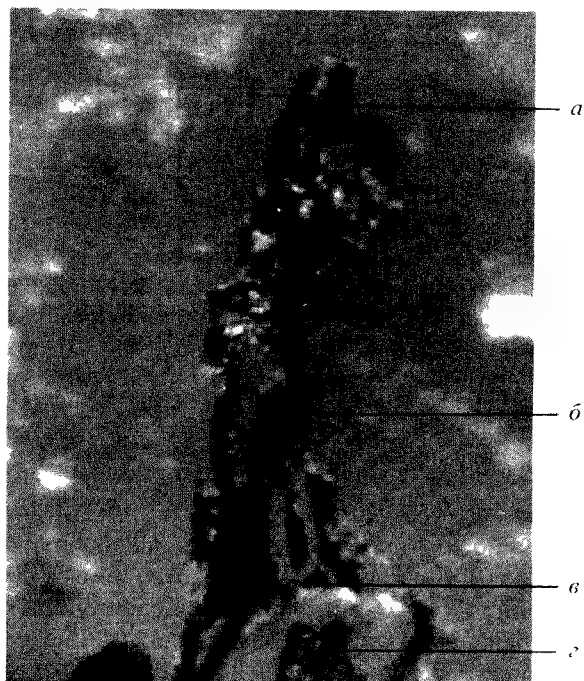


Рис. 16. Строение крыла семени *Rhodiola rosea* (увел. 11).

а — наружный интегумент, *б* — воздухоносная полость, *в* — внутренний интегумент, *г* — семядоля.

Фото Д. С. Бачарова.

Наши исследования показали, что семенная кожура *R. rosea* имеет типичное для представителей сем. Crassulaceae строение и является продуктом преобразования внутреннего и наружного интегументов (Бачаров и др., 2004). В халазальной области между слоями интегумента отмечается рыхлая крупноклеточная паренхима, в образовании которой принимают участие оба интегумента. В паренхиме присутствуют воздухоносные полости, которые уменьшают удельную массу семян и способствуют их лучшему распространению. Часть семян имеет крыло, которое образуется за счет расслоения внешнего и внутреннего слоев интегументов (рис. 16). На халазальном конце семени отчетливо видны остатки проводящего пучка. Клетки обоих интегументов заполнены танинами. Клетки внутренней эпидермы внутреннего интегумента имеют коричневые, слегка утолщенные периклиальные стенки; радиальные стенки тонкие; просветы между клетками сжаты, границы отдельных клеток

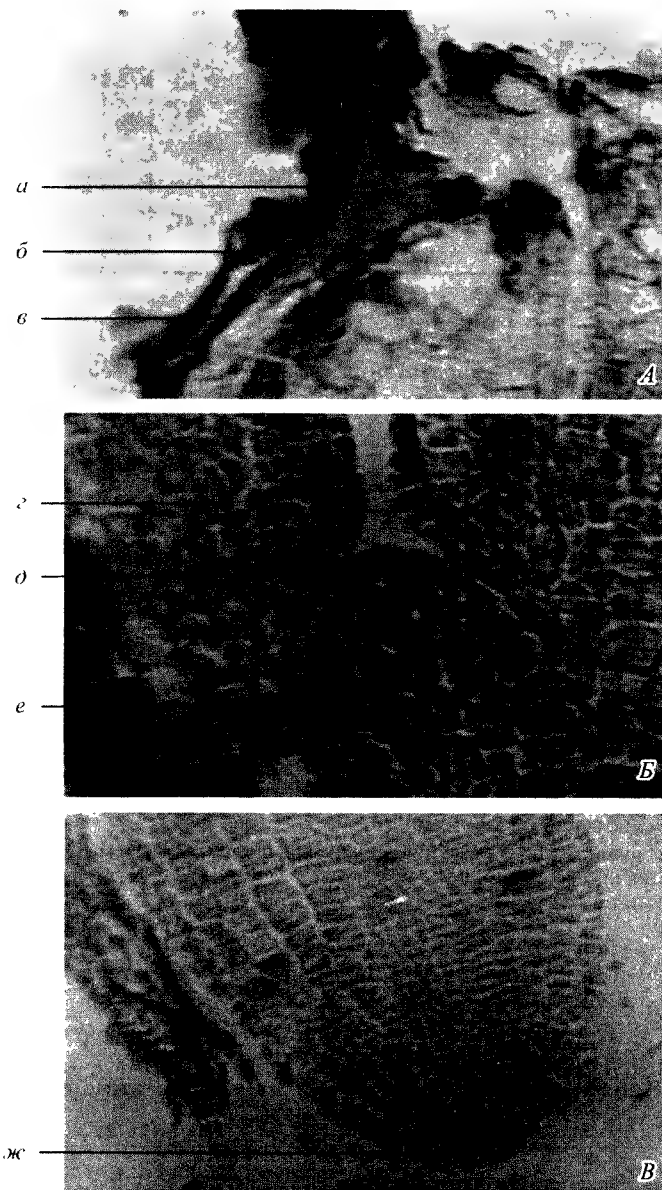


Рис. 17. Строение семени *Rhodiola rosea* (увел. 11).

А — верхушка семени, *Б* — апекс побега, *В* — зародышевый корешок; *а* — эндосперм, *б* — наружный интегумент, *в* — внутренний интегумент, *г* — семядоля, *д* — апекс побега, *е* — прокамбий, *ж* — калиптроген.

Фото Д. С. Бачарова.

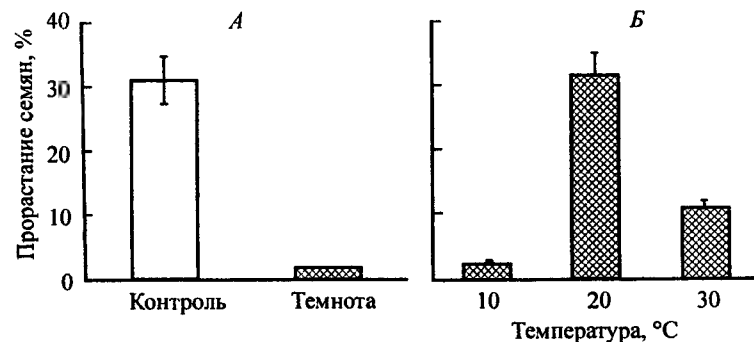


Рис. 18. Зависимость прорастания семян *Rhodiola rosea* от светового (А) и температурного (Б) факторов.

Таблица 17

Влияние стратификации в течение 30 дней на прорастание семян растений *H. triphyllum*, *R. rosea* и *S. acre*, %

Вариант	<i>H. triphyllum</i>	<i>R. rosea</i>	<i>S. acre</i>
Контроль	67.1 ± 9.4	10.7 ± 1.2	74.3 ± 9.5
Стратификация	75.9 ± 5.1	42.5 ± 1.5*	37.5 ± 5.5*

Примечание. * — различия между контролем и опытом достоверны при уровне значимости $p \leq 0.05$.

Таблица 18

Влияние гиббереллина (ГК) на прорастание семян *R. rosea*, %

Время после начала прорастания, сут	Концентрация ГК, мл/л					
	0	10	50	100	300	500
5	4 ± 2	5 ± 1.5	25 ± 4	19 ± 2.5	27 ± 3	25 ± 2
10	22 ± 2	63 ± 1	87 ± 2	76 ± 0.4	77 ± 2	76 ± 2
14	31 ± 4	84 ± 1	100 ± 1	81 ± 2	74 ± 2	84 ± 1

просматриваются лишь в редких случаях. Они сливаются в сплошной пигментированный слой. Зародыш линейный, прямой, состоит из двух семядолей и заключенного между ними апекса побега, гипокотилия и зародышевого корешка, у которого различимы корневая меристема и корневой чехлик (рис. 17). Зародышевый корешок развит слабо. Эпидерма зародыша сложена одним слоем мелких, плотно прилегающих друг к другу, клеток, лишенных запасных питательных веществ. В семядолях проходит по одному прокамбиальному тяжу.

В семенах с темной кожурой эмбриогенез остановился на глобулярной стадии. В отличие от темноокрашенных большинство светлоокрашенных семян имеют хорошо сформированный зародыш. Среди светлоокрашенных встречаются также семена с менее развитым зародышем, но хорошо обособленными семядолями. Эти семена находились на стадии формирования прокамбия в зародыше.

Семена *R. rosea* имеют надземное прорастание и чувствительны к свету: в темноте количество проросших семян снизилось на порядок (рис. 18, А). В лабораторных условиях основная часть проростков появлялась на 10-й день. Количество проросших семян зависело от погодных условий во время их формирования и варьировало в пределах 30—40 %, при этом все они были светло-коричневыми. После года хранения проросло 8—10 %, а через 3 года — не более 5 % семян, все имели темную кожуру.

Проращивание семян при разных термических условиях позволило выявить температурную зависимость этого процесса: максимальная всхожесть наблюдалась при 20 °С, при 5 °С семена не прорастали (рис. 18, Б).

Одним из эффективных способов повышения всхожести является стратификация семян (Полякова, Николаева, 1990). После периода холодной обработки при температуре 5 °С в течение месяца всхожесть семян *R. rosea*, проращиваемых в контролируемых условиях при фотопериоде 10 ч и температуре 30 °С, увеличилась в 4 раза по сравнению с контролем (табл. 17).

Положительное влияние на прорастание семян *R. rosea* оказывал гиббереллин (ГК). Семена, обработанные ГК в концентрации 50 мл/л, имели всхожесть, равную 100 % (табл. 18). Все другие используемые концентрации ГК также повышали и ускоряли прорастание, но в меньшей степени. Раствор колхицина в концентрации 0.04 %, рекомендованный для ускорения проращивания (Крокер, Бартон, 1955), не оказал стимулирующего влияния на семена. Колхицин вызвал появление мутантных проростков, лишенных гипокотилия (Бачаров и др., 2004).

3.2. *Sedum acre*

Результаты изучения онтогенеза видов рода *Sedum* s. l. в разных ботанико-географических районах представлены в ряде работ (Байрамов, Касумов, 1975; Цоколаева, 1976; Ревина, 1980; Давидюк, 1986; Гончарова, 1996; Черкасов, Рабинович, 1998; Горбачевская и др., 2000). При изучении латентного периода представителей рода *Sedum* s. l. отмечено, что у большинства видов семена светочувствительны (Мандрик, Голышкин, 1973; Николаева и др., 1985).

В условиях европейского Северо-Востока семена дикорастущих и культивируемых растений *S. acre* мелкие, длиной 0.6—0.7, шириной 0.2—0.3 мм; имеют округло-обратнояйцевидную, заостренную с одного конца, форму и морщинисто-ячеистую поверхность с рудиментом бокового крыла (рис. 19, А). Окраска семян от желто-бурой до бледнокрасновато-бурой. Масса 1000 штук семян — 0.02—0.03 г.

В лабораторных условиях основное количество проростков *S. acre* появлялось на 6—7-й день. Всхожесть семян на свету составляла 75—93 %, а в темноте — снижалась до 20—40 %. Несмотря на достаточно высокую лабораторную всхожесть семян, большая часть проростков (до 75 %) погибала, а сам процесс прорастания семян в некоторых случаях сильно растягивался. В отличие от *R. rosea* стратификация семян *S. acre* приводила к существенному снижению всхожести (табл. 17), тогда как обработка гиббереллином практически не влияла на их прорастание (табл. 19). Максимальное прорастание наблюдали при температуре 20 °С, при 10 °С всхожесть семян снижалась на 40 %, а при 5 °С семена вовсе не прорастали (табл. 20).

Прегенеративный или виргинильный период начинался с прорастания семени и заканчивался достижением особью полового зрелого состояния. Начало вегетации *S. acre* в подзоне южной тайги начинается в конце апреля, в подзоне средней тайги — в начале мая. Однако прорастание семян *S. acre* может продолжаться в течение всего вегетационного периода — до выпадения снега осенью и после схода снежного покрова весной. В литературе описаны волновые зависимости прорастания семян от календарных сроков (Бейдеман, 1974). В северных условиях основной пик прорастания семян наблюдается в конце лета—начале осени, второй пик — весной. Большинство осенних проростков, вероятнее всего, быстро погибает в первые недели развития.

Проростки (р1). *S. acre* имеют семядоли, главный корень и первичный побег, а также смешанный тип питания. Сначала из треснувшей вдоль семенной кожуры выступает корешок,

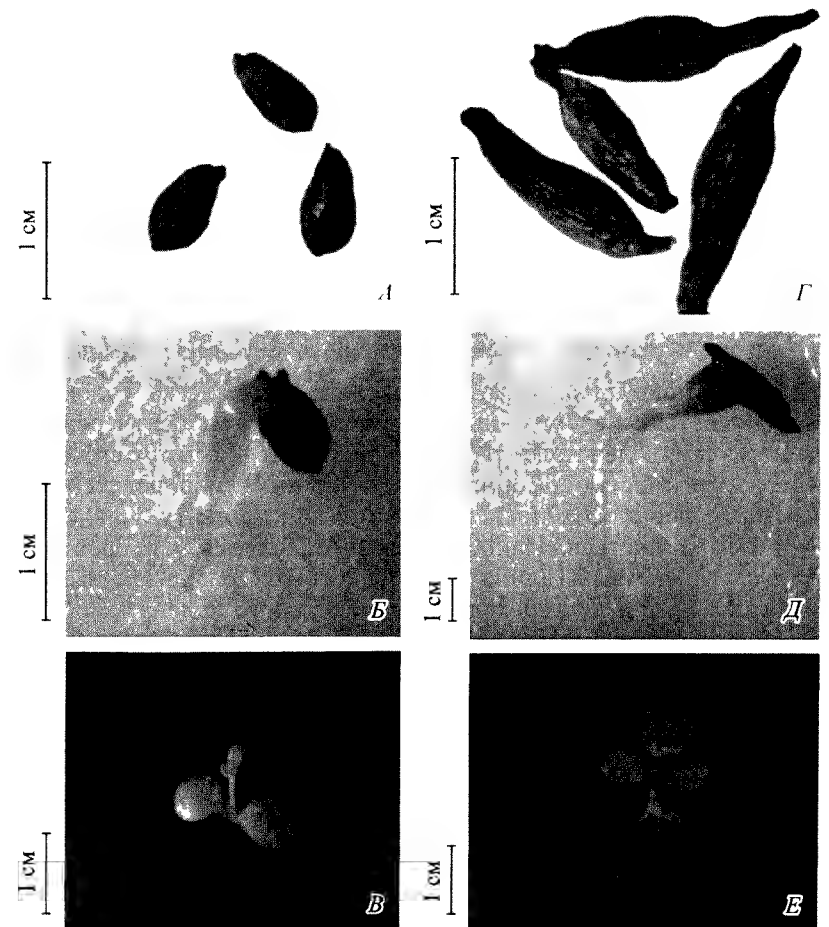


Рис. 19. Прорастание семян *Sedum acre* (А, Б, В) и *Hylotelephium triphyllum* (Г, Д, Е):

А, Г — семена, Б, Д — проростки, В, Е — всходы.
Фото Д. С. Бачарова.

у зародыша начинается рост гипокотыля, который в результате сопротивления оболочки семени изгибается и постепенно перемещается вверх (рис. 19, Б). Затем гипокотиль выпрямляется, и семядоли окончательно раскрываются. При прорастании семядоли выносятся из семени за счет разрастающегося гипокотыля (гипокотылярное прорастание) и способны к фотосинтезу.

Главный корень у большинства проростков *S. acre* недоразвит и слабо заметен. Пластинки семядолей продолговато-яйце-

Таблица 19

Влияние гиббереллина (ГК — 50 мл/л) на прорастание семян растений *H. triphyllum* (1) и *S. acre* (2), %

Время после начала прорастания, сут	1		2	
	– ГК	+ ГК	– ГК	+ ГК
5	79.5 ± 1.8	78.0 ± 1.7	85.0 ± 1.6	75.0 ± 0.6
14	79.5 ± 1.3	79.0 ± 1.8	88.0 ± 1.7	81.5 ± 1.7
18	81.5 ± 2.3	79.5 ± 2.1	90.5 ± 1.4	81.5 ± 1.8

видной или округлой формы, нерасчлененные, слегка уплощенные, мясистые, неопушенные, зеленого цвета и без черешка. Размеры семядолей колебались в пределах 1—2.5 мм. Семядоли не сразу полностью оформлялись и принимали определенные размеры и форму. Это происходило только к моменту появления 3—4-й пары листьев. Наиболее развитой частью у проростков являлся гипокотиль (длина 4—6 мм), сверху слабо-зеленый, а снизу белый. Место перехода подсемядольного колена в корень было немного расширено. Общая длина проростков варьировала в пределах 7—10 мм.

Всходы (р2). Появление первого настоящего листа свидетельствует о переходе растений в фазу всходы. Первая пара листьев у *S. acre* появлялась на 9-й день после прорастания (рис. 19, В). Первые листовые пластинки имели форму, близкую к семядолям. Листья были заостренно-яйцевидными, цельнокрайними, неопушенными и мясистыми. Последующие листья вегетативных побегов по морфологии не отличались от первых и появлялись

Таблица 20

Влияние температуры на лабораторную всхожесть семян *S. acre* (1) и *H. triphyllum* (2)

Температура, °С	Дни от начала прорастания		Количество проросших семян на 10-й день от начала прорастания, %	
	1	2	1	2
10—15	8	10	58	41
20—25	4	5	81	74
30—35	5	7	53	67

в интервале 3—5 дней. Эпикотиль в первое время отсутствовал и проявлялся только к моменту формирования 3—4-й пары листьев. До появления 7—10-го листа всходы имели розеточный тип строения, после — начинали удлиняться первые междоузлия. Одновременно с первыми листьями развивались дополнительно 2—3 придаточных корешка, от которых затем отходили корни второго порядка, далее в основании гипокотилия образовывался пучок из корней и главный корень терялся в их массе.

Ювенильная фаза (j). Отмирание семядолей свидетельствует о переходе растений в эту фазу. У ювенильных растений листья чаще всего еще не совсем типичной для взрослых особей формы; растения могут иметь иное листорасположение и тип корневой системы, иногда может изменяться положение побега в пространстве (Жмылев и др., 2002). У *S. acre* в первый год жизни происходило усиленное нарастание листьев на побеге. Удлиненный гипокотиль, сближенное положение первых листьев и постепенное увеличение их числа иногда способствовали раннему полеганию особи. Корневая система со временем изменялась, боковые корни росли быстрее главного и усиленно ветвились. К концу года главный корень терялся в массе придаточных. Спустя 1.5—3 мес после прорастания (на стадии 18—20-листной розетки) у особей *S. acre* в пазухах семядолей (в базальной части побега) начинали развиваться первые пазушные почки (зачатки боковых побегов). Наступление ювенильной фазы зависело от времени появления проростков и условий среды. К концу первого года жизни *S. acre* формировал главный безрозеточный ортотропный побег длиной 2—3 см с 18—20 заостренно-яйцевидными листьями.

Имматурное состояние (im). Это состояние у *S. acre* характеризуется наличием признаков ювенильных и взрослых растений. Одним из признаков перехода в имматурное состояние являются начало активной работы пазушных меристем побега и образование отчетливо выраженных придаточных корней. На следующий год после прорастания на зимовавшем побеге *S. acre* появлялись новые листья и продолжали развиваться листья, заложившиеся в прошлом сезоне. Листья имели вытянутую конусовидную форму и размеры в длину около 4, в ширину около 2 мм. Ветвление главного побега начиналось с нижних узлов. Первые побеги, как правило, были слабовыраженно-верхушечно-розеточными и образовывались в пазухах бывших семядольных и одного-двух следующих за семядольным узлом листьев. В этих же узлах наблюдали образование придаточных корней, быстро обгоняющих по скорости роста главный корень. Нижние междоузлия побега благодаря интеркалярному росту удлинялись.

Главный стебель (побег первого порядка) под тяжестью боковых побегов и вновь появляющихся листьев полегал на землю и укоренялся в листовых узлах, что приводило к плагиотропному развитию вегетативных побегов. Угол ветвления материнского побега определял направление роста дочерних побегов ветвления. Имматурное растение *S. acre* представляло собой систему побегов первого-второго (реже третьего) порядка ветвления. Главный побег обычно был длиннее дочерних пазушных в 1.5—2 раза, при этом длина главного побега составляла 3—5 см. Это онтогенетическое состояние у *S. acre* продолжалось около 6 мес активной вегетации.

Виргинильное возрастное состояние (v). При замедлении онтогенеза одним из вариантов развития *S. acre* был переход растения в данное состояние. На этом этапе растения не зацветали, развивали надземные и подземные побеги и участвовали в вегетативном размножении. Виргинильные растения *S. acre* образуются в неблагоприятных для роста условиях: при недостаточном освещении, сильном увлажнении и загущении ценоза. В природных ценопопуляциях нами были встречены особи этой группы в небольшом количестве. Они представляли собой систему из 4—8 плагиотропных и плагиотропно-ортотропных побегов первого-второго порядков. Главный побег достигал 7—8 см и на большей части не имел листьев. Растение в этом онтогенетическом состоянии полицентрично, возможно укоренение в узлах побегов первого и второго порядков с образованием дочерних побегов (рамет) второго и третьего порядков. Корневая система придаточная, до 6—8 см длиной. Особи задерживаются в виргинильном состоянии до конца сезона активной вегетации, а в некоторых случаях до нескольких лет. В литературе сведения о продолжительности виргинильного периода отсутствуют (Горбачевская и др., 2000).

Генеративный период (g). У *S. acre* наступает на третий год жизни. В литературе отмечены случаи немногочисленного цветения и во второй год жизни (Байрамов, Касумов, 1975). По нашим наблюдениям, генета *S. acre* в генеративном периоде представляет собой ацентрическую систему из 6—10 плагиотропных побегов первого-второго порядков. Длина главных побегов достигает 15 см. Боковые побеги отличаются по функции, внешнему виду и продолжительности жизни, представлены вегетативными и генеративными побегами. Главный побег, как правило, не имеет листьев, они присутствуют только на боковых побегах; листья генеративного побега более округлые и в 1.2—1.3 раза больше, чем у вегетативного. Генеративные побеги развиваются в первой половине лета в пазухах листьев

средней части главного побега. После периода интенсивного цветения из почек вегетативной зоны растения формируются вегетативные побеги. Корневая система образована совокупностью придаточных корней главного и отдельных боковых побегов.

Точную продолжительность существования генеты и подразделение генеративных растений *S. acre* на молодые, средние и взрослые особи в связи с ранним распадом и сильным омоложением вегетативного потомства определить трудно. Самоподдержание генеративных особей представлено как семенным, так и вегетативным размножением. По мере развития генеты происходила ее дезинтеграция, после чего она представляла собой совокупность пространственно размещенных (за счет интенсивного разрастания) рамет.

Сенильный период (s). Представлен старыми растениями, у которых большая часть корневой системы отмирает, а на особи или партикуле развивается несколько слабо развитых вегетативных побегов. Растения характеризуются отсутствием почек возобновления и генеративных органов; происходит накопление отмерших частей.

Субсенильное состояние (промежуточное между генеративным и сенильным периодами). Характеризуется полным отсутствием цветения и плодоношения, преобладанием процессов отмирания. Старые растения встречаются крайне редко. Благодаря высокой способности к вегетативному размножению *S. acre* представляет собой «вечно молодое растение». Подавляющее большинство изученных нами растений являлись раматами (парциальными кустами, либо партикулами).

Результаты анализа возрастного состава северных ценопопуляций *S. acre* позволили составить схему возможных путей онтогенеза растений в природе (рис. 20). Продолжительность полного онтогенеза в силу специфики жизненной формы *S. acre* из-за постоянного и интенсивного распада (клонирования) раматы определить крайне трудно. Наступление генеративного периода у *S. acre* в культуре и в природе зафиксировано нами на третий год жизни растения. В оптимальных условиях существования у растений формируется система побегов до 2—3-го порядка ветвления; она распадается на третий—четвертый год жизни, что подтверждает правомочность отнесения *S. acre* к вегетативным малолетникам. За начало старения, или сенильный период, в онтогенезе клона *S. acre* некоторые авторы (Горбачевская и др., 2000) принимают появление в природных популяциях нецветущих «латок» (клонов), отличающихся друг от друга плотностью расположения побегов и общими размерами.

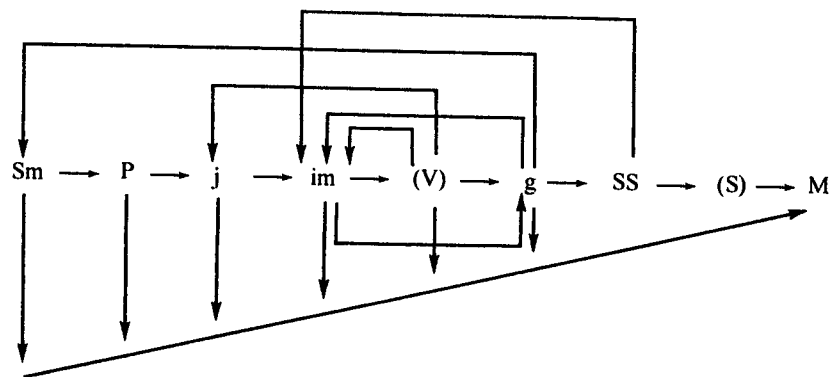


Рис. 20. Схема основных возрастных состояний *Sedum acre* в условиях европейского Северо-Востока. Обозначения, как на рис. 15.

Возможны два способа образования рамет *S. acre*: 1) из почек возобновления на базальном коммуникационном, лишенном живых листьев, участке побега или на укороченном участке верхушки побега материнского растения. Онтогенез рамет начинается с ювенильного состояния, раметы возникают осенью или весной, иногда в начале лета; 2) из перезимовавшего неукрепленного или очень слабо укорененного побега материнского растения. Побег новой раметы к середине мая развивает собственную систему придаточных корней, как бы продолжая онтогенез материнского растения. Хотя формально материнское растение и дочерняя рамета представляют собой следствие работы одной меристемы, тем не менее происходит значительное омоложение особи, наблюдается пространственная удаленность и независимость судьбы дочерней раметы от материнского растения.

Раметы ювенильных растений. На Севере они были представлены побегами 0.5—3 см длиной с листьями, размеры которых были меньше, чем у вегетативного побега материнского растения. Эти раметы не имеют собственной корневой системы. Пребывание рамет, появившихся весной и в первой половине лета, в ювенильном состоянии длится в среднем около месяца. Для рамет поздней летне-осенней генерации время пребывания в этом состоянии увеличивается до 6—8 мес (до наступления следующего периода активной вегетации). Следует отметить, что именно такие ювенильные раметы являются основным «банком» вегетативного возобновления и размножения *S. acre* после перезимовки.

Раметы имматурных растений. Отличаются прежде всего образованием собственных придаточных корней. Такая рамета имеет корневую систему длиной до 3—5 см, которая образуется в нижних первых узлах побега. Длина побега раметы достигает 5 см, побег плотно облиствен, размеры листьев соответствуют размерам материнского растения, начинают закладываться побеги следующего порядка. Продолжительность онтогенетического состояния может составлять от одного до двух вегетационных сезонов.

Виргинильные раметы. Обладают хорошо развитой собственной корневой системой, которая образована придаточными корнями первых двух-трех узлов побега раметы. Длина корней составляет 3—8 см, ветвление корней — до третьего—четвертого порядка. Длина побегов рамет достигает 10 см, листья соответствуют размерам взрослых. Величина междоузлий главного побега максимальна (до 0.5 см). Длительность пребывания в этом состоянии может составлять от 1.5—4 мес до нескольких лет.

Генеративная рамета. Главный побег имеет зону из 3—5 узлов, в которой образуются генеративные побеги. Генеративная зона побега расположена в пазухах листьев, обычно на расстоянии 4—5 см от апикального конца побега. Корневая система придаточная. Продолжительность пребывания рамет в генеративном состоянии около 3 лет.

Субсенильное состояние рамет. Встречается крайне редко. Отмирающие растения нами не обнаружены.

3.3. *Hylotelephium triphyllum*

Латентный период. Семена *H. triphyllum* имеют неглубокий физиологический эндогенный покой (Николаева и др., 1985). Семена из природных ценопопуляций и растений, произрастающих в культуре, имели длину 1.5—2 мм, ширину 0.3—0.5 мм, вытянуто-эллипсоидную или продолговато-веретеновидную форму (рис. 19, Г). Цвет семян был от желтовато-коричневого до светло-, реже темно-коричневого; семенная кожура имела бороздчатую поверхность со слабо выраженным сетчатым узором. Абсолютная масса 1000 семян — 0.05 г. Масса семян положительно коррелировала с количеством осадков за вегетационный период (рис. 21).

Наши опыты показали, что семена *H. triphyllum* северного происхождения хорошо прорастают при температуре 20—25 °C на свету (табл. 20) и не нуждаются в стратификации (табл. 17).

Влияние сроков хранения на лабораторную всхожесть семян *S. acre* (1) и *H. triphyllum* (2)

Срок хранения семян	Дни от начала прорастания		Количество проросших семян на 10-й день после начала прорастания, %	
	1	2	1	2
5 дней	4	5	78	72
20 дней	4	5	86	73
40 дней	4	5	72	66
60 дней	4	5	61	54
1 год	8	12	26	33
2 года	10	14	16	8
3 года	12	—	10	0

Примечание. Прочерк означает, что определения не проводились.

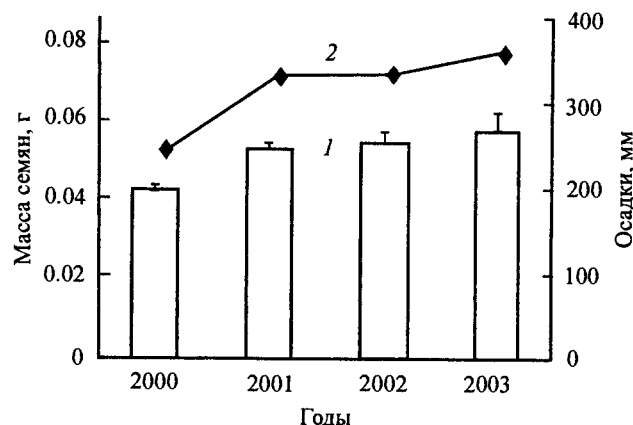


Рис. 21. Изменение массы семян (1) *Hylotelephium triphyllum* в разные годы в зависимости от количества осадков (2) за вегетационный период.

Высокую всхожесть и энергию прорастания имели свежесобранные семена в течение первых 60 дней, затем значительная часть семян теряла способность прорасти. После 4 лет хранения семена *H. triphyllum* не проросли (табл. 21).

Виргинильный период. Первые всходы *H. triphyllum* появлялись в конце мая—начале июня, при этом продолжительность прорастания семян достигала 4 нед. Семена имели надземное прорастание. В лабораторных условиях семена проросли быстрее, основная масса проростков появлялась на 5—7-й день. Доля взошедших семян на свету достигала 72, а в темноте составляла от 20 до 28 %; сохранность проростков не превышала 40 %.

По данным Т. А. Ревинной (1983), лабораторная всхожесть свежесобранных семян *H. triphyllum* в Томской обл. составляла 82—96 %, при этом проростки появлялись на 6—9-й день.

Проростки (р1) *H. triphyllum* имели две зеленые мясистые, голые, неопушенные, овальные по форме семядоли (рис. 19, Д). Размеры развитой семядольной пластинки составляли в среднем 3.5—4.5 мм. Гипокотиль тонкий, также был хорошо развит, снизу слегка утолщенный, длиной 7—14 мм. Оформившийся проросток представлял собой особь, имеющую две семядоли и гипокотиль, переходящий в тонкий главный корень длиной до 2 см. Общая длина проростка в среднем составляла 25—35 мм.

Фаза всходов (р2). У растений *H. triphyllum* первая пара листьев появлялась на 13—16-й день. Листовые пластинки первых настоящих листьев были слабо дифференцированы, округ-

лые, цельнокрайние, неопушенные, слегка утолщенные, длина их варьировала от 4 до 6 мм; листорасположение супротивное (рис. 19, Е). Вторая пара листьев появлялась на 30—35-й день, третья — на 53—60-й день после прорастания. Эпикотиль вначале был развит слабо, а затем, как и последующие междоузлия, удлинялся, достигая длины до 20 мм. Дальнейший рост побега в высоту происходил с чередованием образования удлиненных и укороченных междоузлий. Гипокотиль спустя 2 нед после прорастания заметно утолщался. В целом развитие *H. triphyllum* на первом году жизни протекало очень медленно, к концу вегетационного периода растения имели 6—8 листьев и высоту 5—7 см. В период формирования четвертой пары листьев отмечено усыхание семядолей, которые ближе к осени опадали.

Ювенильная фаза (j). У *H. triphyllum* она наступала к концу первого года жизни. На вегетативном побеге располагались 3—4 пары округлых листьев длиной до 1.8 см и шириной до 0.8 см; листорасположение — супротивное. Корневая система была представлена слабовыраженным главным корнем и боковыми корнями первого и второго порядков. К концу вегетации происходило образование 3—4 клубнекорней, особи имели по 4—5 пар листьев (их число сокращалось в результате раннего опада). Высота сформировавшегося ювенильного побега *H. triphyllum* составляла в среднем от 6 до 8.5 см, а продол-

жительность данного онтогенетического состояния — от 3 до 6 мес вегетации.

Имматурное состояние (im). У растений *H. triphyllum* боковые побеги начинали развиваться через 2—4 нед после схода снега. В рост трогались надземные открытые почки возобновления, сформированные осенью в базальной части вегетировавших ортотропных побегов. Высота побегов во второй половине вегетационного периода варьировала от 12 до 20 см, число листьев составляло 14—20 штук. К середине августа сохранялась только половина листьев, число надземных вегетативных побегов было от 2 до 6 штук. Форма первых листьев (до 4—6-го листа) отличалась от таковой у взрослых растений, и до 9—10-го листа каждый последующий лист был крупнее предыдущего. Листья продолговато-яйцевидные, на верхушке с небольшими зубцами, у основания клиновидные, темно-зеленые с сизоватым налетом. Нижние листья расположены супротивно по два—три листа, верхние имеют очередное листорасположение. Подземные органы были представлены отмирающим главным и несколькими (от 5 до 8) боковыми корнями, утолщенными в основании (клубнекорни). Наличие клубнекорней является одной из отличительных черт данного вида. Новые клубнекорни формируются ежегодно и функционируют в течение 2—3 лет.

Виргинильное возрастное состояние (v). Растения имели удлиненные надземные побеги с более или менее вытянутыми междоузлиями. В природных ценопопуляциях их высота достигала 27 см (в наиболее южных — до 40 см). Число вегетативных надземных побегов составляло в среднем от 5 до 10 штук, число клубнекорней — 15 штук на растение. При задержке растения в данной фазе развития наблюдали формирование небольшого корневища длиной от 1.5 до 4 см и больше (в зависимости от местообитания растения). Корневище в прегенеративном периоде состояло из 3—5-летнего первичного моноподия первого порядка. У основания каждого побега закладывались в среднем 2—3 почки возобновления, с нижней стороны одновременно закладывались точки роста боковых корней. Осенью основные надземные побеги отмирали, сохранялись только почки возобновления, лишенные покровных чешуй.

На 4-й год жизни активный переход в виргинильное состояние отмечен для растений под пологом леса. В луговых и опушечных ценопопуляциях и некоторых лесных (на Северном Урале) преобладали растения, приступившие к вегетативному размножению в более поздние сроки, что связано с переходом в это состояние после активной генерации и партикуляции.

Генеративный период (g). По соотношению процессов нарастания и отмирания побегов, особенностям строения их систем и корней для *H. triphyllum* в этом периоде можно выделить три возрастных состояния (g_1 , g_2 и g_3). В молодом, или раннегенеративном, возрастном состоянии (g_1) процессы нарастания преобладают над процессами отмирания, растение впервые цветет, окончательно формируется жизненная форма. Большинство молодых генеративных растений имели от 4 до 15 и больше (в культуре) надземных побегов, из них около половины были генеративными. Высота растений в среднем составляла 45 см (от 27 до 60 см), подземная часть была представлена корнеклубнями (до 18 штук) и небольшим корневищем длиной до 5—7 см и толщиной до 0.7 см, от которого отходили придаточные корни и клубнекорни.

Для средневозрастных генеративных растений (g_2) *H. triphyllum* были характерны максимальное развитие вегетативных и генеративных органов, максимальная семенная продуктивность. Наиболее обильное цветение и плодоношение были отмечены у растений 6—8-го года жизни. К g_2 группе растений нами отнесены особи с удлиненными генеративными побегами, высотой от 30 до 80 см (в среднем 55 см), имеющие 5—20 надземных побегов, из них более половины — генеративные. Подземная часть представляла собой небольшое корневище и клубнекорни (от 14 до 21 штук).

В старом, или позднегенеративном, состоянии (g_3) преобладали процессы отмирания, снижалась репродуктивная функция. Меньше генеративных побегов, многие побеги не цветут либо цветут, но не всегда образуют плоды и полноценные семена. Меняется структура подземной части растения, вместо парциальных кустов формируются лишь отдельные системы из базальных участков побегов прошлых лет. Ослабевают процессы корнеобразования. Некоторые растения в этом возрастном состоянии отмирали, у других происходил переход в виргинильную и даже в имматурную фазу, что усложняет установление конца онтогенеза всех вегетативных потомков одного растения.

К группе старых генеративных растений были отнесены особи с удлиненными генеративными побегами, высотой от 29 до 70 см; доля таких побегов составляла 30—50 % от общего количества побегов. Подземная часть состояла из корневища длиной до 7 см и более, на корневище и базальной части надземного побега имелись одревесневшие и полуразрушенные участки. Корневища сильно одревесневали и темнели, количество и размеры клубнекорней уменьшались.

Сенильный период (s). К субсенильным и сенильным отнесены растения, имевшие до 5 надземных вегетативных побегов высотой около 22 см. Длина корневищ по сравнению со взрослыми генеративными растениями значительно не менялась либо они сильно разрушались. Растение имело отмершие надземные побеги. Сенильные растения характеризовались накоплением отмерших подземных частей, вторичным появлением некоторых ювенильных черт организации надземных органов.

Длительность жизни *H. triphyllum* может значительно варьировать (от 10 и более лет). Согласно данным Л. К. Давидюк (1986), продолжительность виргинильного возрастного периода длится до 4—6 лет. В генеративный период особи *H. triphyllum* вступают в возрасте 4—5 лет и старше, при этом продолжительность данного периода составляет 5—6 лет. В возрасте 6—8 лет отмечен максимальный годичный прирост надземных и подземных органов, а после 9—11 лет происходит резкое снижение процессов новообразования. Продолжительность сенильного периода — 2—3 года. По нашим данным, примерный возраст генеративной особи семенного происхождения составлял 4—5 лет и больше, при этом сроки наступления генеративного периода у *H. triphyllum* могут значительно меняться в зависимости от местообитания. У культивируемых растений генеративный период наступал на 3—4-й год после посева, а в природе чаще на 5-й год.

Анализ возрастного состава ценопопуляций и изучение онтогенеза *H. triphyllum* позволили составить схему возможных путей развития растений в природе (рис. 22).

Таким образом, изучение онтогенетического развития толстянковых на Севере показало, что виды рода *Sedum* (*S. acre* и *H. triphyllum*) формируют полноценные семена с высокой всхожестью. Семена *R. rosea* различались по окраске тесты, имели низкую всхожесть и нуждались в стратификации. У семян с темной кожурой эмбриогенез останавливался на глобулярной стадии; светлоокрашенные семена имели зародыш с разной степенью сформированности. Растения, которые образуются из семян, сформировавшихся в теплую погоду, приступают к цветению раньше (по большей части на 3-й год жизни); если формирование семян происходит в неблагоприятных условиях, то предгенеративный период может длиться до 6 лет. Для *S. acre* характерно более быстрое прохождение возрастных состояний: на 1-м году жизни растения проходили ювенильную фазу и вступали в иматурную, продолжающуюся в течение 2-го года; генеративный период наступал с 3-го года жизни. У *H. triphyllum* продолжительность виргинильного периода составляла до 4 лет

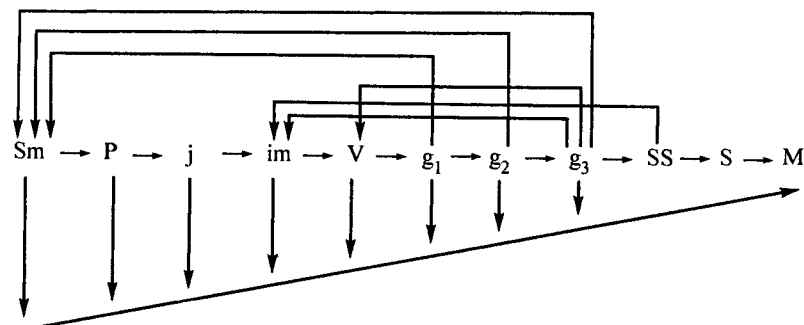


Рис. 22. Схема основных возрастных состояний *Hylotelephium triphyllum* в условиях европейского Северо-Востока.

Обозначения, как на рис. 15.

и более, генеративный период наступал на 4—5-й год жизни. Все толстянковые проявляли поливариантность онтогенетического развития, что позволяет этим видам приспособиться к условиям Севера.

3.4. Эколого-ценоотическая характеристика *Sedum acre* и *Hylotelephium triphyllum*

На европейском Северо-Востоке *S. acre* распространен ограниченно, основная часть ценопопуляций сосредоточена в подзонах южной и средней тайги. Крайней северной точкой местонахождения вида на территории Республики Коми являются окрестности г. Сосногорск (граница средней и северной тайги), где растения небольшими куртинами встречаются вдоль железной дороги. На границе ареала *S. acre* является видом антропогенно-трансформированных экотопов и, как правило, входит в состав несформированных сообществ.

Базовый возрастной спектр (рис. 23) отражает общие закономерности развития вида на границе распространения под влиянием эколого-географических факторов. Доминирование иматурной (im) и виргинильной (v) возрастных групп обусловлено преобладанием вегетативного размножения, а также замедленной сменой поколений растений семенного происхождения в неблагоприятных для развития условиях. Возрастные спектры исследованных ценопопуляций неполноценные: во всех ценопопуляциях отсутствовали проростки, в некоторых — генеративные и сенильные растения, в большинстве ценопопуляций

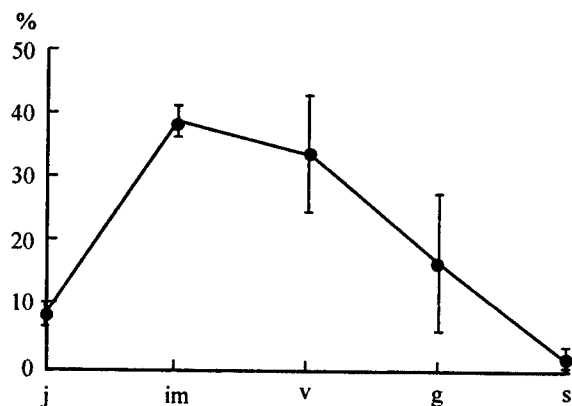


Рис. 23. Базовый возрастной спектр *Sedum acre* на северо-восточной границе распространения. По оси абсцисс — онтогенетические состояния; по оси ординат — доля растений в %.

доминировала имматурная возрастная группа (35—42 %). Омоложение до имматурного состояния происходит за счет вегетативного размножения. Количество особей и рамет *S. acre* (на всей площади ценопопуляции) в подзоне южной тайги в 3 раза, а количество побегов в 4 раза больше, чем в подзоне средней тайги. Средняя плотность ценопопуляции в подзоне южной тайги в 2.6 раз больше, чем в средней. По направлению на север наблюдается изменение структуры ценопопуляции: от монодоминантных группировок до ценопопуляций, представленных отдельными небольшими куртинами (табл. 22).

Таблица 22

Характеристика ценопопуляций *S. acre* в подзонах южной (1) и средней тайги (2)

Показатель	1	2
Число особей, шт./ЦП	836 ± 26	279 ± 10*
Число побегов, шт./ЦП	5933 ± 245	1520 ± 68*
Площадь ЦП, м ²	10.0 ± 1.6**	10.1 ± 0.1***
Плотность ЦП, шт./м ² :		
средняя	56 ± 4	21 ± 3*
экологическая	62 ± 9	44 ± 3
ПП, %	78	31

Примечание. * — различия между вариантами достоверны при $p \leq 0.05$; ** — моногруппировки, *** — куртины, ЦП — ценопопуляция, ПП — проективное покрытие.

Таблица 23

Семенная продуктивность растений в ценопопуляциях (2001—2003 гг.)

Подзона	Число генеративных побегов/растение	Число цветков, шт./побег	Число плодов, шт./побег	ПП, %
<i>S. acre</i>				
Южная тайга	5 ± 0.5	6.9 ± 0.6	35 ± 5.2	75 ± 6
Средняя тайга	3 ± 0.6*	5.0 ± 0.5*	25 ± 4.1	57 ± 4
<i>H. triphyllum</i>				
Южная тайга	3—10	290 ± 26	1451 ± 133	67.8
Средняя тайга	То же	175 ± 20*	876 ± 102*	67.1
Северная тайга	То же	95 ± 8*	475 ± 43*	48.3

Таблица 23 (продолжение)

Подзона	ПСП, шт./ побег	УРСП, шт./ побег	РСП, шт./ побег	Число выполненных семян/плод
<i>S. acre</i>				
Южная тайга	323 ± 30	280 ± 20	210 ± 22	6 ± 0.7
Средняя тайга	254 ± 24	175 ± 17*	100 ± 19*	4 ± 0.5*
<i>H. triphyllum</i>				
Южная тайга	14512 ± 1328	13061 ± 1197	8852 ± 811	6.2 ± 1.6
Средняя тайга	8760 ± 1018*	7446 ± 867*	4993 ± 581.4*	5.7 ± 1.7
Северная тайга	4750 ± 433*	4227 ± 384*	2042 ± 185*	4.3 ± 0.7

Примечание. * — различия между вариантами достоверны при $p \leq 0.05$. ПП — процент плодозавязывания, УРСП — условная семенная продуктивность, РСП — реальная семенная продуктивность.

Растения *S. acre* формировали в среднем от 3 (в подзоне средней тайги) до 5 генеративных побегов (в подзоне южной тайги). При этом число цветков и плодов в расчете на генеративный побег с юга на север уменьшалось в 1.4 раза, а величина реальной семенной продуктивности снижалась от 210 до 100 семян; выполненные семена составляли соответственно 75 и 57 % от общего числа семян (табл. 23).

У растений *S. acre* вегетативное размножение осуществляется путем образования рамет — плагиотропных вегетативных побегов (длиной до 10 см). Появление новых особей происходит главным образом за счет повреждения материнских растений и обособления дочерних рамет. Средняя плотность рамет в расчете на 1 м² составляла 25 и 52 штуки в подзоне северной и средней тайги соответственно. Скорость роста и накопления биомассы у рамет выше в подзоне южной тайги, что, вероятно, связано с более продолжительным сезоном вегетации и благоприятными погодными условиями (рис. 24).

Применение метода фитоиндикационных экологических шкал позволило дать общую экологическую характеристику местообитаний *S. acre*. Для наглядного изображения экологических ареалов изучаемого вида использована графическая модель — полиграмма с диапазонами экологических шкал Д. Н. Цыганова (1983) (рис. 25). Анализ местообитаний *S. acre* показал, что наименьшие доли экологического пространства в экологическом ареале вида (22—30 %) наблюдаются по общему терморегиму, континентальности и морозности климата, а также увлажнению и богатству почв. По влажности климата и кислотности почв размеры занимаемого видом экологического пространства приближаются к 50 %, а по переменной увлажненности почв и по режиму затенения доли экологического пространства ценопопуляций в подзонах южной и средней тайги составляют 60 и 100 % от экологического ареала вида. Если рассматривать размеры занимаемого видом экологического пространства изучаемых ценопопуляций по отношению к диапазону шкал разных факторов, то в целом наблюдаются максимально выраженная

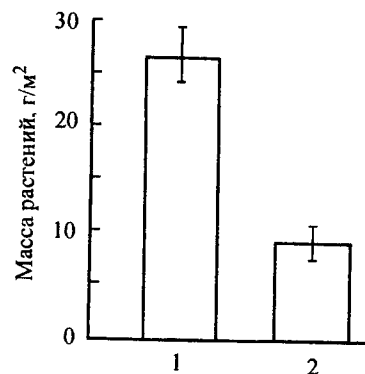


Рис. 24. Сухая биомасса растений *Sedum acre* в подзонах южной (1) и средней тайги (2).

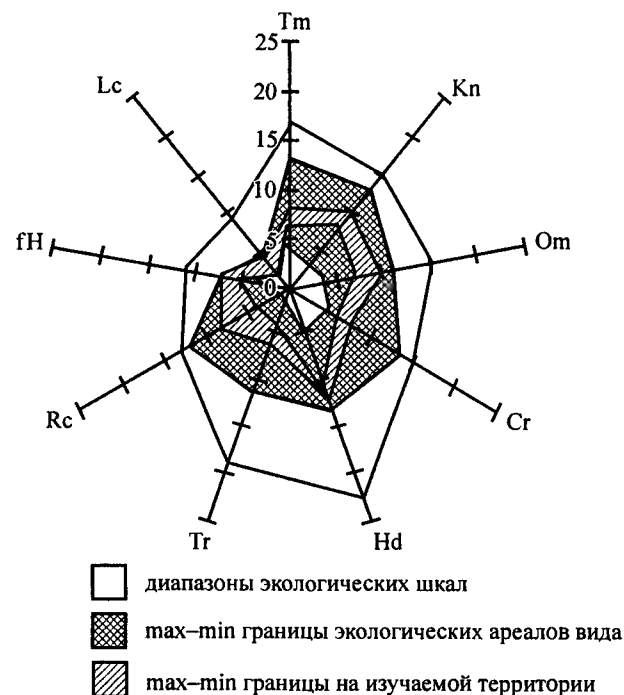


Рис. 25. Экологические факторы в ценопопуляциях *Sedum acre*.

Tm — терморегим, Kп — континентальность, Om — омброрегим, Cr — криорежим, Hd — гидрорегим, Tr — трофность почв, Rc — кислотность почв, fH — переменность увлажнения, Lc — освещенность в ценозе.

стенотопность и слабая толерантность ценопопуляций *S. acre* по всем изученным экологическим факторам, что, вероятно, и определяет мозаичный характер распространения этого вида на данной территории.

В результате анализа данных, полученных при обследовании ценопопуляций *H. triphyllum*, выделено четыре типа онтогенетического спектра (рис. 26): нормальный полночленный и неполночленный зрелый — на пойменных разнотравно-злаковых лугах в ассоциации с пойменными кустарниками, где абсолютный максимум приходится на средневозрастные генеративные особи (I); инвазионно-регрессивный — под пологом леса и в зарослях крупного ивняка, где максимум приходится либо на взрослые генеративные и сенильные (II), либо на ювенильные и имматурные группы (III), и инвазионный — на обрывистых берегах и в оврагах, где преобладают виргинильные особи (IV).

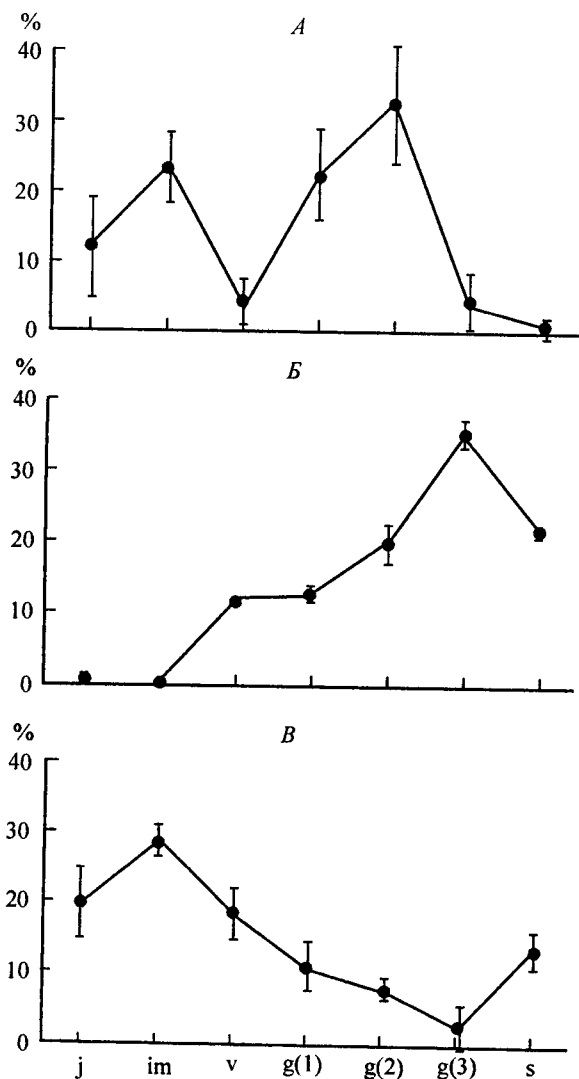


Рис. 26. Онтогенетические спектры, характерные для ценопопуляций *Hylotelephium triphyllum* в разных растительных сообществах.

А — нормальный полночленный и неполночленный зрелый (I тип); Б — инвазионно-регрессивный с доминированием g(3) и s групп (II тип); В — инвазионно-регрессивный с преобладанием j и im групп (III тип); Г — инвазионный (IV тип). По оси абсцисс — онтогенетические состояния; по оси ординат — доля растений, в %. Обозначения, как на рис. 23.

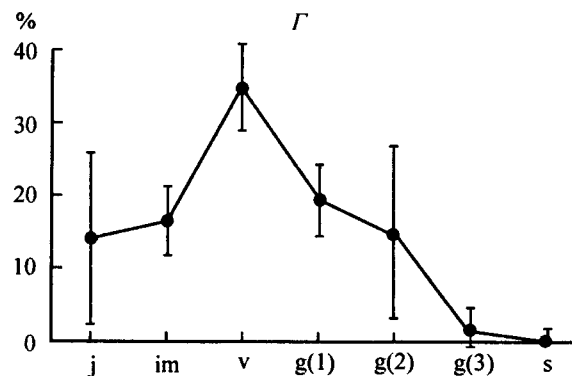


Рис. 26 (продолжение).

Сравнение возрастных спектров модельных ценопопуляций *H. triphyllum* из разных точек ареала (в пределах Республики Коми) показало, что в подзоне южной и средней тайги происходит семенное возобновление. Доля ювенильных особей составляет около 10 %, генеративных — до 35 % (рис. 27). В подзоне крайнесеверной тайги в возрастном спектре ценопопуляций доминировали виргинильные и генеративные партикулы, доля молодых растений низкая. По мере продвижения с юга на север

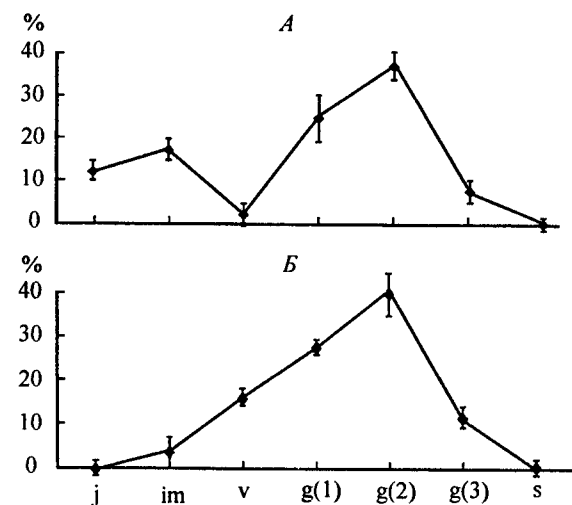


Рис. 27. Базовый возрастной спектр *Hylotelephium triphyllum* в подзоне южной (А) и крайнесеверной тайги (Б).

Обозначения, как на рис. 23.

Таблица 24

Численность и плотность ценопопуляций *H. triphyllum*

Параметр	Подзона южной тайги	Подзона средней тайги		Подзона северной тайги		Подзона крайне-северной тайги
		1	2	1	2	
Число побегов, шт./ЦП	846 ± 28	530 ± 22*	120 ± 9	264 ± 10*	550 ± 21	84 ± 6*
Число растений, шт./ЦП	141 ± 22	90 ± 18	63 ± 3	88 ± 7*	98 ± 6	28 ± 2*
Число побегов, шт./растение	6.0 ± 2.1	5.9 ± 1.7	2.1 ± 0.7	3.0 ± 0.7	5.8 ± 1.1	3 ± 0.5
Число побегов, шт./1 м ²	28 ± 4	21.2 ± 2.1	12 ± 1	13.2 ± 1.6*	20.3 ± 3.1	8.4 ± 1.2*
Число растений, шт./1 м ²	6 ± 2.1	3.7 ± 1.0	6.7 ± 1.1	5 ± 0.9	4 ± 1.2	3 ± 0.7
Площадь ЦП, м ²	30 ± 4	25 ± 4	10 ± 2	20 ± 1*	27 ± 1	10 ± 1*
ОПП, %	40—90	45—90	10—15	50—100	20—30	45—65

Примечание. * — различия между вариантами достоверны при $p \leq 0.05$; 1 — на пойменном лугу, 2 — под пологом леса; ОПП — общее проективное покрытие, ЦП — ценопопуляция.

общее число растений и побегов в ценопопуляциях *H. triphyllum* значительно уменьшалось (табл. 24). Сокращались площадь ценопопуляций и их плотность. При этом растения не отличались по количеству побегов.

При сравнении эколого-ценотических условий местообитания в подзоне средней тайги выявлены различия плотности растений в ценопопуляциях под пологом леса и на пойменном лугу: плотность растений под пологом леса была в 1.8 раз выше, чем в луговом ценозе. Под пологом леса встречаются большей частью молодые ювенильные растения, а на лугу — взрослые генеративные особи. Растения, произрастающие под пологом леса, были меньшего размера и накапливали значительно меньше биомас-

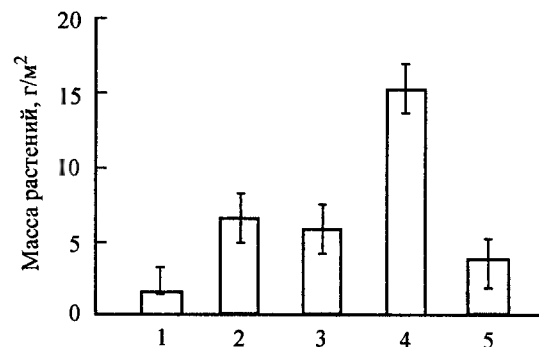


Рис. 28. Зависимость накопления сухой биомассы растений *Hylotelephium triphyllum* от типа ценопопуляции, г/м².

1 — под пологом леса, 2 — пойменный луг, 3 — овраг, 4 — пойменные кустарники, 5 — берег реки.

сы, чем в остальных экотопах. Наиболее благоприятными для роста *H. triphyllum* были сообщества пойменных кустарников (рис. 28).

На Северном Урале ценопопуляции под пологом леса представлены, как правило, партикулирующими взрослыми и стареющими особями, более или менее равномерно рассредоточенными по площади. Их равномерному размещению способствует то, что березняки на Урале более светлые (сомкнутость крон всего 0.3—0.4), чем в подзоне средней тайги. Заливных лугов по Уралу мало, сосредоточены они в основном по берегам горных рек, что не всегда позволяет растениям закрепиться на продолжительный срок.

Растения *H. triphyllum* имели в среднем от 3 до 10 генеративных побегов. Величина этого показателя не зависела от зональной локализации местообитания. В природных ценопопуляциях на градиенте с юга на север число цветов и плодов на генеративном побеге растения уменьшалось в 3—4 раза, снижались диаметр и разветвленность соцветия. Реальная семенная продуктивность растений в подзоне южной тайги составляла около 8.8 тыс. шт./побег, в подзоне северной тайги была в 7 раз ниже, а доля выполненных семян уменьшалась с 68 до 42 % от общего числа семян. В подзоне крайнесеверной тайги доля выполненных семян была в 1.6 раза меньше по сравнению с растениями из подзоны южной тайги (табл. 23). Следовательно, по градиенту с юга на север происходит снижение семенной продуктивности, увеличивается число невыполненных семян и уменьшается процент плодозавязывания.

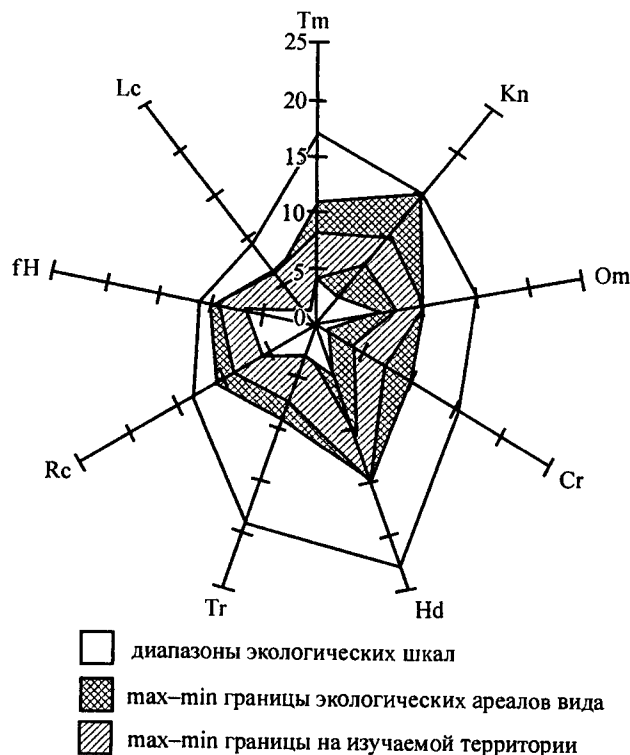


Рис. 29. Экологические факторы в ценопопуляциях *Hylotelephium triphyllum*.

Обозначения, как на рис. 25.

H. triphyllum относится к вегетативно малоподвижным видам с неспециализированной дезинтеграцией. Однако с продвижением на Север наблюдается увеличение роли вегетативного размножения за счет повреждения надземной или подземной части у средневозрастных особей либо партикуляции у стареющих особей. Доля особей вегетативного происхождения повышается в ценопопуляциях с большим проективным покрытием и обострением конкурентных отношений, тогда как при слабой сомкнутости травостоя ценопопуляции представлены в основном особями семенного происхождения.

Исследования ценопопуляций *H. triphyllum* в пределах таежной зоны европейского Северо-Востока и изучение гербарного материала показали, что вид имеет широкую экологическую амплитуду и достаточно обширно распространен по данной тер-

ритории. При этом ценогическая приуроченность его несколько уже: большинство ценопопуляций обнаружено по поймам рек, преимущественно в зарослях пойменных кустарников (*Salix* sp. и *Rosa acicularis* Lindl. или *R. majalis* Herm.), где вид находит более благоприятные условия — хорошо прогреваемые места с умеренным затенением и увлажнением.

Анализ местообитаний *H. triphyllum* показал, что наименьшие доли экологического пространства в экологическом ареале вида (30 %) наблюдаются только по континентальности климата (рис. 29). Охват более 50 % экологического ареала по таким факторам, как общий терморезим, влажность и морозность климата, а также по увлажнению почв свидетельствует о несколько меньшей стеногипотности и большей патиентности вида к этим факторам. Однако наибольшую патиентность вид проявляет по отношению к богатству, кислотности и переменности увлажнения почв, а также к режиму затенения. Доли экологического пространства ценопопуляций на исследуемой территории приближены либо превышают 100 % от экологического ареала вида.

Таким образом, несмотря на достаточно широкие границы экологических факторов для вида в целом, в пределах таежной зоны европейского Северо-Востока ценопопуляции *S. acre* по отдельным факторам могут существовать лишь в узком диапазоне условий. Вероятность сочетаний таких диапазонов в одном местообитании крайне низкая. Возможно, именно этот факт (в сочетании с запаздывающим цветением и загущением ценоза) определяет высокую степень мозаичности в распространении *S. acre* в экосистемах на границе ареала вида.

Исследования ценопопуляций *H. triphyllum* позволяют заключить, что вид имеет широкую экологическую амплитуду и достаточно обширно распространен по данной территории. При этом ценогическая приуроченность его несколько уже; основное число ценопопуляций *H. triphyllum* обнаружено по поймам рек. Растения относятся к экологической группе мезофитов по увлажнению и мезотрофов — по богатству и засоленности почв местообитаний. Условному экологическому оптимуму *H. triphyllum* наиболее соответствуют пойменные луга подзоны средней тайги, которые отличаются повышенной трофностью, средней освещенностью, увлажненностью, кислотностью почв, а также умеренной переменностью увлажнения и соответствуют экологическим требованиям данного вида.

В настоящее время стратегия изучения разнообразия растительного мира основана преимущественно на ботанических подходах (видовой состав, распространение, эколого-фитоценологические и популяционные характеристики), составляющих основу для инвентаризации биоразнообразия и разработки мероприятий по охране растений.

Экофизиологические исследования позволяют интегрировать знания о функционировании растений в постоянно меняющихся условиях среды, выявить реакцию на различные стрессы и оценить их устойчивость и соответствие метаболизма климату (Larcher, 1975, 2003; Заленский, 1977; Семихатова, 2000; Головкин и др., 2005). Являясь частью общей физиологии растений, современная экофизиология успешно сочетает методы физико-химической и молекулярной биологии, экологии и классической биологии. Актуальность экофизиологических исследований постоянно возрастает в связи с обострением экологических проблем.

Наиболее информативными для оценки состояния растений, по нашему мнению, являются показатели фотосинтеза, дыхания и роста, пигментного комплекса, накопления углерода, элементов минерального питания, продуктов вторичного метаболизма. Эта информация обогащает понимание структурно-функционального разнообразия растительного мира. Особую ценность представляют данные о видах растений, обитающих в суровых условиях на северной границе ареала.

4.1. Дыхание и рост растений

Отличительной особенностью и фундаментальным свойством растительного организма является способность к постоянному росту. Растения растут отдельными локальными меристе-

мами, клетки которых активно делятся. Наличие различных типов меристем, их активность во многом определяют разницу в скорости роста в пределах одного органа, а следовательно их дыхательную способность. Молодые растения и/или органы, у которых выше доля меристематических тканей и скорость роста, дышат интенсивнее зрелых. Дыхание завершивших рост частей зависит от их метаболической активности.

Толстянковые обычно относят к растениям группы стресс-толерантов, для которых характерны низкая скорость роста и наличие запасющих органов. Дыхание молодых интенсивно растущих листьев *R. rosea* достигало 8—10 мг CO_2 /г сухой массы ч, у зрелых — не превышало 1.5—2 мг CO_2 /г сухой массы ч. Листья существенно превосходили стебли по дыхательной активности, а скорость выделения CO_2 в соцветиях была втрое выше, чем в зрелых листьях. Как видно на рис. 30, среди подземных органов сравнительно интенсивным дыханием отличался каудекс, он превышал по этому показателю корни в 1.5—2 раза. Дыхание заложившихся в текущем году почек возобновления было ниже, чем у молодых побегов. Интересно отметить, что почки возобновления растений *H. triphyllum* дышали интенсивнее по сравнению с таковыми у *R. rosea* (рис. 31). Дыхание побегов *S. acre* снижалось к концу вегетационного периода в 2 раза (рис. 32). По дыхательной активности зимнезеленые побеги *S. acre* сопоставимы с почками возобновления *R. rosea*.

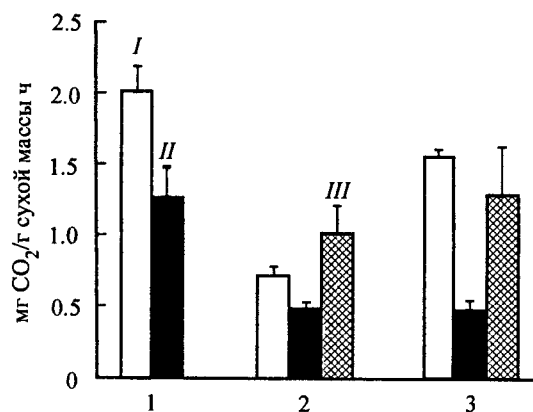


Рис. 30. Скорость темнового дыхания верхней части каудекса (I), корней (II) и почек возобновления (III) *Rhodiola rosea* при 15 °C в разные периоды вегетации 2000 г.

1 — бутонизация, 2 — цветение, 3 — плодоношение.

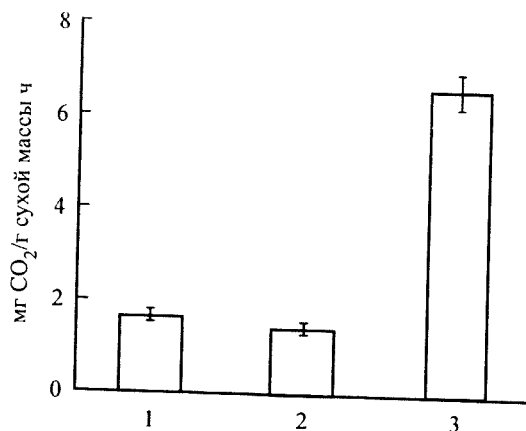


Рис. 31. Интенсивность дыхания клубнекорней (1), корней (2) и почек возобновления (3) *Hylotelephium triphyllum* в период плодоношения.

В благоприятных условиях растения *S. acre* могут расти в течение круглого года. Наши наблюдения показали, что в зимнее время молодые побеги трогались в рост сразу после перенесения растений в теплое помещение. Следовательно, на Севере растения *S. acre* переживают зиму в состоянии вынужденного покоя (рис. 33). Почки возобновления *H. triphyllum* при прерывании покоя начинали расти при перенесении растений на длинный

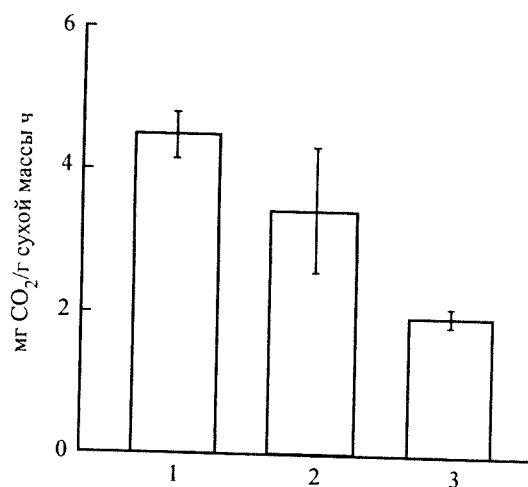


Рис. 32. Интенсивность дыхания побегов *Sedum acre* в период вегетативного роста (1), в фазу цветения (2) и плодоношения (3).

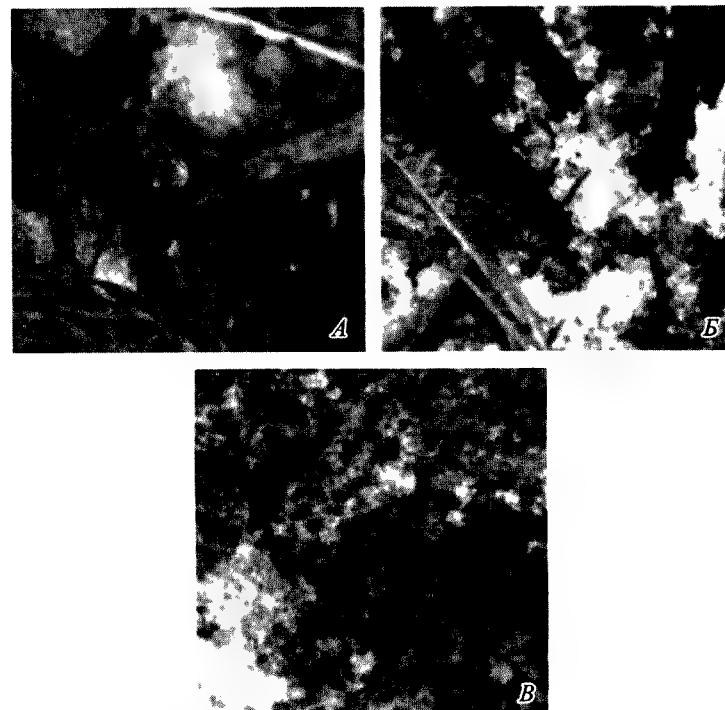


Рис. 33. Почки возобновления *Rhodiola rosea* (А), *Hylotelephium triphyllum* (Б) и *Sedum acre* (Б).

Фото Д. С. Бачарова и И. В. Далькэ.

день и при температуре не ниже 20 °С. Такие же закономерности были отмечены и в работе (Heide, 2001).

У *R. rosea* заложение почек возобновления происходит обычно в конце вегетационного периода в пазухах зачатков терминальной почки материнского побега. Почки перезимовывают и развиваются в течение следующего года, а побеги формируются и цветут на третий год. Следовательно монокарпические побеги *R. rosea* являются моноциклическими 3-го года зацветания (Hart, 1994). Если почки, формирующие побеги, закладываются в начале вегетации и фаза созревания длится год, возможно появление моноциклических побегов, зацветающих на 2-й год. В случае неполного формирования репродуктивной части к началу вегетационного сезона развитие побегов идет по неполному циклу. Зачатки соцветий высыхают, и они развиваются как вегетативные. Укороченный цикл развития характерен для побегов летней генерации, вторичное отрастание которых начинается в середине

вегетации и, как правило, связано с благоприятными погодными условиями (Андреева, 1990; Фролов, Полетаева, 1998).

Нами исследовано отрастание почек возобновления *R. rosea* и дана оценка состояния формирующихся побегов в зависимости от периода прерывания зимнего покоя растений (Головко и др., 2003; Далькэ, Головко, 2006). Для выявления особенностей покоя почек растения (8—10 шт.) переносили в сосуды с почвой и помещали в климатическую камеру при освещенности 40 Вт/м² ФАР, фотопериоде 15 ч, температуре 15/10 °С (день/ночь). Поддерживали относительную влажность воздуха 75 %, влажность почвы — 65 % от полной влагоемкости. Первую группу растений отбирали 29 октября 1999 г., вторую — спустя 3 мес (24 января 2000 г.).

После помещения в камеру почки особой первой группы не трогались в рост в течение длительного времени (рис. 34). Первые признаки набухания и увеличения размеров почек отмечали только спустя 2 мес. Неравномерное отрастание почек и формирование листовой поверхности продолжалось до конца наблюдений (апрель 2000 г.). К этому времени значительная часть почек (50 %) продолжала оставаться в покое. Растения формировали в среднем по 6 побегов, половина которых были генеративными. Следует отметить, что рост листовой поверхности растений первой группы был более интенсивным в первые две недели отрастания почки. На формирование полной листовой поверхности растениям потребовалось свыше 30 дней (рис. 35).

Все почки растений второй группы начинали отрастать спустя 4—5 сут после помещения в климатическую камеру (рис. 34, Г). К концу февраля растения имели до 40 побегов, из них 30 % цвели и плодоносили (рис. 34, Д). Период от отрастания почки до плодоношения составлял около 2.5 мес. У растений первой группы, напротив, наблюдали появление недоразвитых цветков, которые затем отмирали. К концу марта—началу апреля у растений, перемещенных в камеру в январе, отмечали отмирание побегов первой генерации (рис. 34, Е). В результате активного отрастания почек появлялись побеги второй генерации. Растения второй группы существенно превышали растения первой группы по общему побегообразованию, скорости роста и высоте побегов, размеру листьев (табл. 25). Растения, не подвергавшиеся длительному холодовому воздействию, характеризовались продолжительным отрастанием почек и растянутым периодом роста побегов. Помимо этого, побеги растений первой группы имели морфологические нарушения — скручивание стеблей и листьев, неравномерное листорасположение. Индекс пластинки листа у растений первой группы был меньше, чем у растений второй

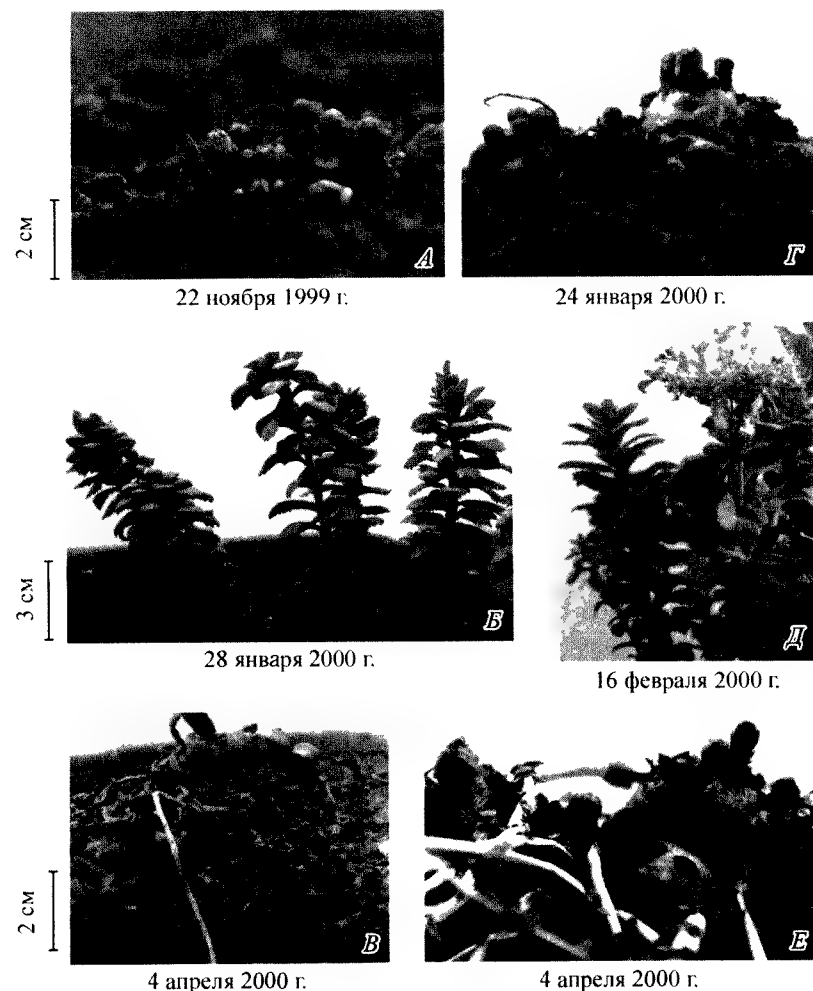


Рис. 34. Отрастание побегов *Rhodiola rosea* в условиях климатической камеры в разные сроки.

А, Б, В — растения, перемещенные с делянки в камеру 29.10.99 г.; Г, Д, Е — растения, перемещенные с делянки в камеру 24.01.00 г.

Фото И. В. Далькэ.

группы. Соответственно уменьшалась и площадь листа. Судя по удельной поверхностной плотности (УППЛ), листья у растений первой группы были несколько тоньше, чем у второй.

О функциональном состоянии растений можно судить по дыханию, отражающему уровень метаболической активности. По

Морфофизиологические показатели растений *R. rosea*

Показатель	Группа растений	
	1	2
Длина листа, см	2.2 ± 0.2	$3.1 \pm 0.2^*$
Ширина листа, см	1.1 ± 0.1	1.0 ± 0.1
Отношение длины к ширине листа	2.0	2.9
Сухая масса листа, мг	5.3 ± 0.8	7.8 ± 0.9
Площадь, см ²	2.00 ± 0.37	3.17 ± 0.28
Отношение массы листа к площади, УППЛ, г/дм ²	0.30 ± 0.02	0.25 ± 0.02
Скорость роста побегов, см/сут	0.78 ± 0.14	1.41 ± 0.24
Высота побегов, см	13 ± 2	$27 \pm 2^*$
Скорость дыхания, мг CO ₂ /г сухой массы ч (при 18 °C):		
корни и каудекс	1.1 ± 0.1	1.7 ± 0.2
почки	1.5 ± 0.2	2.4 ± 0.3
листья	2.8 ± 0.2	$4.7 \pm 0.2^*$
Скорость видимого фотосинтеза листьев, мг CO ₂ /г сухой массы ч (при 132 Вт/м ² ФАР и 18 °C)	34.1 ± 3.2	41.9 ± 2.1

Примечание. 1 и 2 — растения, перемещенные в климатическую камеру 29.10.99 и 24.01.00 гг. соответственно; * — различия между группами достоверны при $p \leq 0.05$.

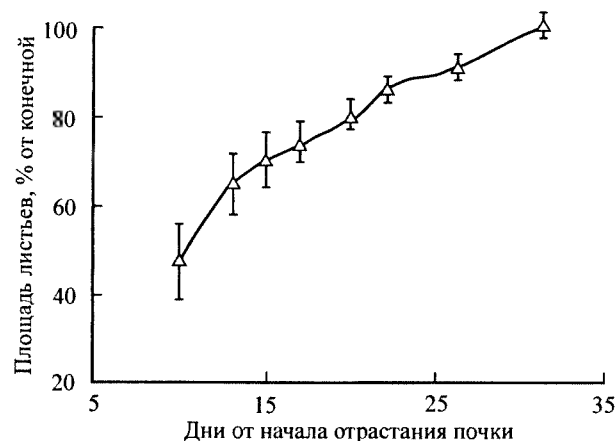


Рис. 35. Динамика формирования площади листа в средней части побега растений *Rhodiola rosea*, за период с 1—31.03.00 г.

Растения перемещали в камеру 29 октября 1999 г.

сравнению с первой группой, все части растений второй группы дышали интенсивнее (табл. 25). При этом листья существенно превышали почки по скорости выделения CO₂. Листья растений второй группы характеризовались повышенной скоростью ассимиляции CO₂ в области значений фотосинтетически активной радиации (ФАР) выше 100 Вт/м². Это свидетельствует о лучшем развитии их фотосинтетического аппарата. Высокая скорость фотосинтеза и дыхания обеспечивала энергопластическими веществами высокие темпы роста и развития побегов растений второй группы.

Опыт выращивания *R. rosea* в культуре показывает, что растения необходимо периодически подвергать воздействию пониженных температур (Нухимовский, 1976). С другой стороны, глубокий продолжительный покой почек возобновления, длившийся 50—55 сут, у *R. rosea* наблюдали при удалении побегов (фоторецепторов) (Ковалева, 1998). Показано, что у представителей близкого к *Rhodiola* рода *Sedum* и других видов травянистых растений переход в состояние покоя индуцирует короткий фотопериод. Экспозиция *S. telephium* к длинному дню приводила к быстрому отрастанию побегов (Heide, 2001). В нашем опыте растения в камере находились при фотопериоде 15 ч, т. е. на длинном дне. Такие условия в подзоне средней тайги наступают в конце апреля, когда почки растений находятся в вынужденном покое и способны к быстрому росту после схода снега.

Известно, что процессы жизнедеятельности растений различаются по области температурного оптимума и температурным пределам, в которых они возможны. Наиболее чувствителен к температуре рост; фотосинтез и тем более дыхание продолжают при температурах, когда рост уже прекратился. Выявление температурной зависимости скорости роста важно не только для общей характеристики растений, но и для понимания их географического распространения. Однако получение такой зависимости сопряжено с немалыми методическими трудностями. Из физиологических процессов наиболее тесно связано с ростом дыхание (Головкин, 1999). Оно поставляет необходимые для роста метаболиты и энергию. В ряде случаев об активности ростовых процессов (новообразовании структурной биомассы) в растениях, их органах и тканях можно судить по дыхательной способности. Вместе с тем дыхание функционально связано со множеством других процессов (поглощение и

транспорт веществ и ионов, поддержание ионных градиентов на мембранах, их целостности, обмена белков-ферментов, синтез защитных веществ в условиях стресса и др.). Клетки накапливают энергию в виде органических молекул и трансформируют ее в доступные для использования формы при дыхании. Часть химической энергии при этом выделяется в виде тепла. Теплота является одним из конечных продуктов дыхания (Семихатова, 1990). Показано, что свыше 90 % метаболического тепла, генерируемого клетками, образуется в митохондриях (Hopkin, 1991). При этом в синтезируемой *de novo* биомассе запасается не более 20 % химической энергии, освобождаемой при дыхании (окислении дыхательного субстрата). Согласно модели (Hansen et al., 1994; Кридл и др., 1996; Хансен и др., 1996), в терминах энергии скорость роста (R_{SG}) пропорциональна разнице между величинами двух параметров, характеризующих дыхание, — скоростью выделения тепла (q) и скоростью выделения CO_2 ($455R_{CO_2}$):

$$\Delta H_B R_{SG} = 455 R_{CO_2} - q.$$

В уравнении скорость роста дана как скорость запасаения химической энергии в структурной биомассе ($\Delta H_B R_{SG}$); ΔH_B — изменение энтальпии для включения 1 моля углерода субстрата в 1 моль углерода биомассы; 455 — усредненная энергетическая константа, характеризующая теплоту сгорания органических соединений (углеводов) в расчете на 1 моль поглощенного O_2 .

Согласно уравнению, чем больше $455R_{CO_2}$ по сравнению с q , тем выше скорость роста. Когда q превышает $455R_{CO_2}$, тогда удельная скорость роста становится величиной отрицательной. Это означает, что рост прекращается. Соотношение $q/455R_{CO_2}$ пропорционально эффективности использования углерода субстрата на рост.

На основе данной модели мы исследовали температурную зависимость скорости роста тронувшихся в рост почек возобновления растений *R. rosea*, *H. triphyllum* и *S. acre*. Определения проводили в середине мая, через 7—10 дней после таяния снега, когда среднесуточная температура воздуха составляла 5—6 °C. Тепловыделение измеряли на отечественном микрокалориметре БИОТЕСТ-2 (Пушино, ИБПС). Как видно на рис. 36, у всех исследованных видов толстянковых скорости тепловыделения и дыхания апикальной части молодых побегов возрастали в 2—3 раза с повышением температуры от 5 до 20 °C. Наибольшими величинами этих показателей отличались растения *R. rosea*,

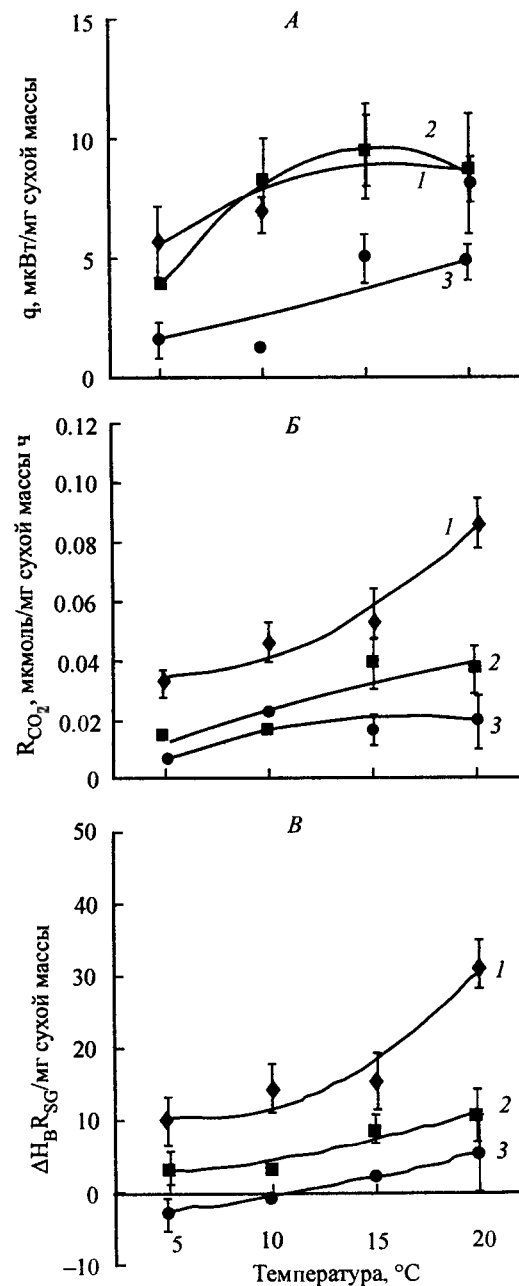


Рис. 36. Тепловыделение (А), интенсивность дыхания (Б) и относительная скорость роста (Б) побегов *Rhodiola rosea* (1), *Hyloelephium triphyllum* (2) и *Sedum acre* (3) в ранневесенний период.

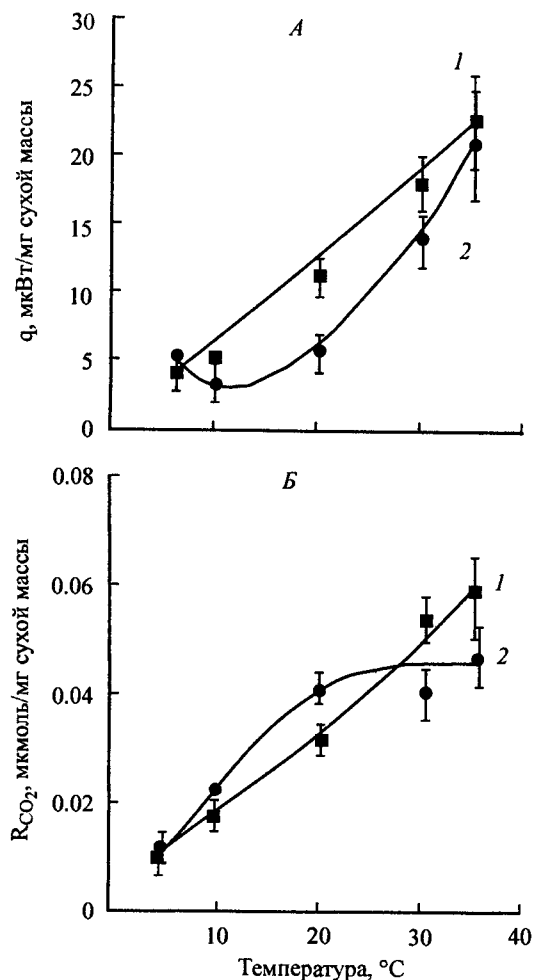


Рис. 37. Температурная зависимость скорости выделения метаболического тепла (А) и темнового дыхания (Б) меристем побегов второй генерации *Rhodiola rosea* уральского (1) и арктического (2) происхождения (1—12 августа 1998 г.).

наименьшими — *S. acre*. Соответственно этому побеги растений имели разную скорость роста (рис. 36, В). Ростовые процессы у *R. rosea* протекали в 4—6 и 10 раз активнее, чем у *H. triphyllum* и *S. acre* соответственно. Скорость роста побегов *R. rosea* при 5 °C достигала 10 мкВт/мг сухой массы (в эквивалентах запасаения энергии) и повышалась с увеличением температуры до 20 °C в 3.5 раза. Скорость роста меристем верхушечной части

формирующихся побегов *H. triphyllum* при 5 °C была очень низкой, а у *S. acre* рост отсутствовал. Положительные величины скорости роста у *S. acre* отмечали при температурах свыше 10 °C. Это согласуется с фенологическими данными. По нашим наблюдениям, после схода снега наиболее активно начинают расти молодые побеги *R. rosea*, отрастание побегов *H. triphyllum*, и особенно *S. acre*, начинается на 10—15 дней позднее.

Изучение тепловыделения и дыхания верхушечных листьев побегов второй генерации у культивируемых растений *R. rosea* показало, что при 20 °C уральские растения превышали арктические по тепловыделению, но скорость дыхания была выше у арктических особей (рис. 37). В области более низкой и высокой температуры различия были недостоверны. Расчеты согласно модели позволили сопоставить растения по скорости роста и выявить температурный оптимум роста. Как видно на рис. 38, температурный оптимум роста побегов арктических и уральских особей не совпадал: у уральских он был несколько сдвинут в зону более высоких температур, а у арктических находился в области 20 °C. При этом арктические особи превышали уральские по скорости роста и эффективности использования углерода на рост.

Рост уральских растений возможен в более широком диапазоне температур, и, судя по отклонениям от средней величины, он более стабилен по сравнению со скоростью роста арктических особей. Возможно, это связано с «памятью» растений о температурных условиях в местах естественного произрастания. На Арктическом побережье и арктических островах средние температуры и продолжительность вегетационного периода меньше, чем на Урале. Арктические особи отличались повышенной скоростью роста, что необходимо в условиях короткого вегетационного периода. В целом можно заключить, что метаболизм растений по изученным показателям соответствует температурным условиям обитания. Это позволяет говорить о существовании на европейском Северо-Востоке двух экологических рас *R. rosea*: арктической и уральской.

4.2. Пигментный комплекс растений

Пигментная система фотосинтеза представлена двумя важными типами химических соединений: тетрапироллами и полиизопреноидами. Тетрапироллы образуют циклическую структуру зеленых пигментов — хлорофиллов, а полиизопреноиды включают большой и разнообразный класс желтых пигментов — ка-

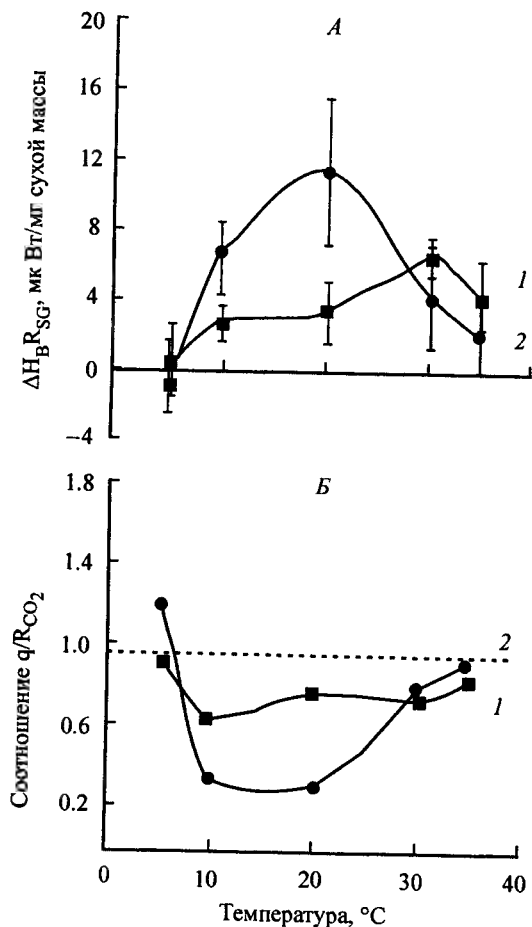


Рис. 38. Удельная скорость роста (А) и эффективность использования углерода субстрата (Б) в верхушках побегов второй генерации *Rhodiola rosea* уральского (1) и арктического (2) происхождения (1—12 августа 1998 г.).

ротиноидов. Фотосинтез связан с избирательным поглощением света зелеными и желтыми пигментами. Исследования пигментного комплекса позволяют дать оценку физиологического состояния фотосинтетического аппарата растений, выявить адаптивные реакции в ответ на воздействия различных факторов среды (Сапожников, 1964; Berry, Downton, 1982; Попова и др., 1989; Дымова, Головки, 1998). Считается, что содержание пигментов реально отражает фотосинтетическую функцию целого растения (Куренкова, 1998; Андрианова, Тарчевский, 2000).

Содержание пигментов определяли в 3—5-кратной биологической повторности на СФ-46 (ЛОМО, Россия) и/или на сканирующем спектрофотометре UV-1700 (Shimadzu, Япония) в ацетоновой вытяжке при максимумах поглощения для хлорофиллов *a* и *b* 662 и 644 нм соответственно, для каротиноидов — 440.5 и 470 нм (Шлык, 1971; Маслова и др., 1986). Долю хлорофилла в светособирающем комплексе (ССК) рассчитывали по Lichtenthaler (1987), приняв, что почти весь хлорофилл *b* находится в ССК, а соотношение хлорофиллов *a* и *b* в светособирающем комплексе составляет 1.1—1.3. Определение содержания нефотосинтетических пигментов — антоцианов проводили по методике (Муравьева и др., 1987).

Исследования пигментного комплекса *R. rosea* проводили на растениях, выращиваемых в культуре и произрастающих в естественных условиях на Приполярном Урале. Как видно из данных, приведенных в табл. 26, при культивировании в подзоне средней тайги уральские и арктические растения достоверно не отличались по содержанию хлорофиллов и каротиноидов. Фонд зеленых пигментов составлял в среднем 5—6 мг/г сухой массы; наибольшее накопление хлорофиллов было отмечено в 1999 г., наименьшее — в 2000 г., что связано с более сухими и теплыми условиями вегетационного периода 2000 г. Фонд желтых пигментов был более стабильным и составлял в среднем 1.7 мг/сухой массы. Несмотря на заметное варьирование количества хлорофиллов по годам, величина соотношения Хл *a/b* достоверно не изменялась и находилась в пределах 3.5—3.8. Доля хлорофиллов, принадлежащих светособирающему комплексу (ССК), характеризует размер светособирающих антенн в листе. Величина этого показателя составляла 45—50 %. Другими словами, примерно половина всех хлорофиллов участвовала в светосборе. Величина соотношения хлорофиллы/каротиноиды сильно зависела от фонда хлорофиллов. В годы с более низким содержанием хлорофиллов (2000—2001 гг.) этот показатель варьировал в пределах 2.5—3.0, а в 1999 г. превышал 4.

Определение содержания фотосинтетических пигментов в листьях *R. rosea* на Приполярном Урале выявило, что у растений, произрастающих вдоль рек, ручьев и в горных тундрах, концентрация хлорофиллов составляла в среднем 6—8 мг/г сухой массы, каротиноидов — 2.5—3 мг/г сухой массы (табл. 27). На заболоченных участках поймы встречались растения с очень низким уровнем накопления пигментов.

В литературе имеются единичные сведения о содержании фотосинтетических пигментов у представителей рода *Rhodiola*. По

Таблица 26

Содержание пигментов в листьях культивируемых в подзоне средней тайги растений *R. rosea* уральского (1) и арктического (2) происхождения

Группа	Хл (<i>a</i> + <i>b</i>)			Каротиноиды			Доля хлорофиллов в ССК, %
	мг/г сырой массы	мг/г сухой массы	мг/дм ²	мг/г сырой массы	мг/г сухой массы	мг/дм ²	
9 июня 1999 г.							
1	0.78 ± 0.02	7.15 ± 0.4	4.00 ± 0.22	0.25 ± 0.01	1.76 ± 0.06	0.98 ± 0.03	46 ± 1
2	0.74 ± 0.03	6.90 ± 0.2	4.21 ± 0.12	0.22 ± 0.01	1.51 ± 0.04	0.92 ± 0.03	45 ± 2
14 июня 2000 г.							
1	0.59 ± 0.02	4.44 ± 0.20	2.35 ± 0.11	0.23 ± 0.01	1.65 ± 0.08	0.87 ± 0.04	48 ± 1
2	0.55 ± 0.02	4.33 ± 0.23	2.56 ± 0.13	0.23 ± 0.01	1.74 ± 0.15	1.03 ± 0.09	51 ± 1
8 июня 2001 г.							
1	0.88 ± 0.09	5.63 ± 0.26	3.09 ± 0.14	0.31 ± 0.04	1.90 ± 0.14	1.04 ± 0.08	46 ± 4
2	0.70 ± 0.02	6.09 ± 0.68	3.47 ± 0.39	0.25 ± 0.01	1.96 ± 0.22	1.12 ± 0.12	45 ± 2

Таблица 27

Содержание пигментов в листьях растений *R. rosea* в местах естественного произрастания (Приполярный Урал, 2002 г.), мг/г сухой массы

Экотоп	Хл <i>a</i>	Хл <i>b</i>	Хл <i>a</i> + <i>b</i>
1	1.47 ± 0.09	0.46 ± 0.03	1.93 ± 0.09
2	6.42 ± 0.50	2.02 ± 0.14	8.44 ± 0.52
3	5.60 ± 0.41	1.83 ± 0.13	7.43 ± 0.43
4	5.05 ± 0.26	1.28 ± 0.06	6.33 ± 0.27

Таблица 27 (продолжение)

Экотоп	Каротиноиды	Хл <i>a</i> / <i>b</i>	Хл (<i>a</i> + <i>b</i>) / каротиноиды	Доля хлорофиллов в ССК, %
1	0.37 ± 0.02	3.2 ± 0.3	5.2 ± 0.4	53 ± 2
2	2.94 ± 0.18	3.2 ± 0.3	2.9 ± 0.3	53 ± 2
3	2.57 ± 0.16	3.0 ± 0.3	2.9 ± 0.3	54 ± 3
4	2.48 ± 0.11	3.9 ± 0.3	2.6 ± 0.2	45 ± 3

Примечание. 1 — болото вблизи руч. Санавож, 2 — берег руч. Санавож, 3 — пойма р. Балбанью, 4 — горная тундра хр. Малдынырд.

данным Т. В. Герасименко и В. М. Швецово (1989), концентрация хлорофиллов в листьях растений *R. borealis*, произрастающих на о-ве Врангеля, равнялась 3.2 мг/дм² (0.6 мг/г сырой массы), а содержание каротиноидов — 1.6 мг/дм² (0.16 мг/г сырой массы). У *R. rosea*, обитающей в верхних пределах субальпийского пояса на пустошных лугах в холодных и избыточно увлажненных условиях Западного Забайкалья (1700 м над ур. м.), содержание хлорофиллов в листьях составляло 2.6 мг/г сырой массы (20.3 мг/г сухой массы) (Буйнова, 1987). Соотношение хлорофилла *a* / *b* у *R. rosea* и других видов лесного и субальпийского поясов варьировало от 1.5 до 2.5.

По сравнению с уральскими растениями, листья *R. rosea* в Западном Забайкалье содержали в 2—3 раза больше пигментов. Листья родственного вида *R. borealis*, произрастающего в Арктике, накапливали сходное с уральскими растениями *R. rosea* количество хлорофиллов и каротиноидов.

Судя по соотношению Хл/каротиноиды, листья *R. rosea* характеризовались относительно высоким накоплением желтых пигментов. Известно, что каротиноиды играют важную роль в фотосинтезе, выполняют функции светосборщиков и фотопротекторов. Поэтому относительно высокий уровень желтых пигментов можно рассматривать как адаптивную реакцию, направленную на повышение устойчивости фотосинтетического аппарата, предотвращение его фотодинамической деструкции в суровых северных условиях. Каротиноиды, даже в низких концентрациях, обеспечивают сильное поглощение в синей и голубой областях спектра и, являясь фотохимически малоактивными соединениями, препятствуют фотодеструктивным процессам, стабилизируют фотосинтетически активные мембраны хлоропластов. Повышенное накопление каротиноидов отмечено у видов горного происхождения (Лукьянова, 1988; Попова и др., 1989; Ritz et al., 1998). Как показали наши исследования, пигментный комплекс *R. rosea* достаточно лабилен и отзывчив на изменения условий среды. Доля хлорофиллов, входящих в ССК, варьировала в зависимости от условий местообитания в пределах от 45 до 60 %. В целом содержание фотосинтетических пигментов в листьях *R. rosea* было невысокое, близкое по величине к растениям, обитающим в аридных условиях с высокой инсоляцией и температурой (Маслова и др., 1987).

По сравнению с *R. rosea* концентрация фотосинтетических пигментов в листьях культивируемых и дикорастущих растений *H. triphyllum* существенно ниже (табл. 28). Доля хлорофиллов, принадлежащих светособирающему комплексу, варьирует в пределах 60—75 % в зависимости от условий светового режима в местообитании. У растений, произрастающих в луговых сообществах, больше хлорофиллов связано с функцией светосбора, тогда как на открытом песчаном берегу и в культуре их доля заметно ниже. Способность повышать содержание хлорофилла при затенении многими авторами рассматривается как один из признаков теневыносливости растений (Любименко, 1963; Шульгин, 1973; Кахнович, 1980; Лукьянова, 1982). В природных условиях наибольшее накопление пигментов было свойственно растениям *H. triphyllum*, обитающим под пологом леса, наименьшее — растениям пойменного луга.

Содержание и соотношение пигментов у *H. triphyllum* изменялось в зависимости от фазы развития растений и возраста листьев (табл. 29). Отмечали почти двукратное уменьшение концентрации хлорофиллов и каротиноидов при переходе от фазы вегетативного роста к плодоношению. При этом относительно

Таблица 28

Содержание и соотношение фотосинтетических пигментов в листьях *H. triphyllum* из различных мест произрастания в подзоне средней тайги (окрестности г. Сыктывкара), мг/г сырой массы (фаза цветения)

Местообитание	Хл а	Хл b	Хл (a+b)	Хл a/b	Сумма каротиноидов	Доля хлорофиллов в ССК, %
Лес	0.41 ± 0.04	0.17 ± 0.03	0.58 ± 0.05	2.5	0.22 ± 0.01	63
Песчаный берег	0.26 ± 0.01	0.09 ± 0.01	0.35 ± 0.01	2.7	0.14 ± 0.01	59
Пойменный луг	0.12 ± 0.01	0.05 ± 0.01	0.17 ± 0.01	2.2	0.09 ± 0.01	68
Суходольный злаково-разнотравный луг	0.20 ± 0.05	0.09 ± 0.01	0.29 ± 0.05	2.2	0.11 ± 0.01	68
Суходольный злаково-разнотравный луг (субдоминант — клевер луговой)	0.38 ± 0.05	0.19 ± 0.06	0.57 ± 0.07	1.9	0.15 ± 0.04	75

Таблица 29

Содержание и соотношение фотосинтетических пигментов в листьях *H. triphyllum*, мг/г сухой массы, 2004 г.

Фаза развития	Хл а	Хл b	Хл (a+b)	Хл a/b	Сумма каротиноидов	Хл (a+b)/каротиноиды	Доля хлорофиллов в ССК, %
Вегетативный рост	3.06 ± 0.04	1.10 ± 0.04	4.16 ± 0.04	2.8 ± 0.1	0.99 ± 0.06	4.2 ± 0.3	58
Цветение	1.50 ± 0.06	0.62 ± 0.04	2.12 ± 0.04	2.4 ± 0.2	0.50 ± 0.03	4.2 ± 0.3	64
Плодоношение	1.42 ± 0.09	0.52 ± 0.04	1.94 ± 0.13	2.7 ± 0.2	0.58 ± 0.03	3.3 ± 0.3	59

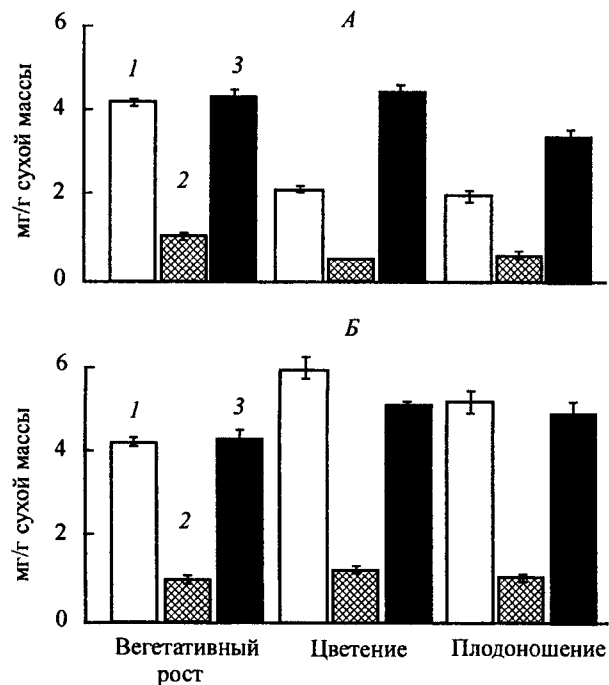


Рис. 39. Содержание хлорофиллов (1), каротиноидов (2) и антоцианов (3) в листьях световых (А) и теневых (Б) растений *Hylotelephium triphyllum* в разные фазы развития.

ное содержание каротиноидов повышалось (см. соотношение Хл/каротиноиды), а величина соотношения Хл a/b варьировала незначительно.

Для выявления влияния светового фактора на пигментный комплекс растений провели сравнительное изучение содержания и соотношения пигментов у культивируемых растений в условиях полной освещенности и при искусственном затенении (50 % от полного света). Концентрация фотосинтетических пигментов в листьях теневых растений *H. triphyllum* оставалась на высоком уровне и даже несколько повышалась в течение всего периода вегетации (рис. 39). У листьев световых растений отмечали значительное снижение содержания фотосинтетических пигментов. На этом фоне наблюдалось накопление нефотосинтетических пигментов антоцианов.

Проведенный нами анатомический анализ листьев показал, что накопление антоцианов у световых растений происходит в клетках верхней эпидермы. На делянке и в природных условиях

у растений, произрастающих на более открытых участках, антоцианы накапливались не только в листьях, но также в стеблях и соцветиях.

Функциональная роль антоцианов до сих пор до конца не выяснена. Показано, что антоцианы могут отражать до 20 % падающей на лист радиации и предохраняют клетки мезофилла и находящиеся в них хлоропласты от фотодеструкции (Barker et al., 1997). Гипотезы последних лет связывали накопление антоцианов с разными факторами: 1) изменение качества и количества падающего на лист света (Barker et al., 1997); 2) защита от ультрафиолетового излучения (Burger, Edwards, 1996); 3) защита от высокой инсоляции (Christie et al., 1994); 4) нейтрализация радикалов кислорода, образующихся в стрессовых условиях (Shervin, Farrant, 1998; Gould et al., 2000); 5) обезвреживание токсинов (Ford, 1986).

Нами отмечено, что накопление антоцианов на полном свете ускоряло отмирание листьев, они начинали опадать уже в фазу цветения. Вероятно, это связано с потерей листьями хлорофилла и снижением скорости фотосинтеза. По данным Бергера и Эдвардса (Burger, Edwards, 1996), накопление антоцианов в красных листьях *Coleus varieties* приводило к подавлению их фотосинтетической активности. У большинства растений функцию защиты от фотоингибирования несут каротиноиды ксантофиллового цикла (Long et al., 1994), а в защите от УФ-В более эффективны фенолы (Shirley, 1996). У толстянковых, произрастающих в аридных условиях, накопление антоцианов характерно только для молодых листьев, у взрослых — уровень антоцианов снижается. Вместо антоцианов роль экранирующих агентов у таких листьев играет кутикула (Barker et al., 1997). Возможно, что накопление антоцианов в эпидерме листьев *H. triphyllum* на Севере под действием высокой инсоляции является неспецифической реакцией и происходит в результате катаболизма белков. Показано, что некоторые фенольные соединения, в том числе и предшественники антоцианов, могут образовываться в результате распада белка (Маргна, 1990).

У растений-суккулентов, произрастающих в зонах с аридным и полуаридным климатом, уровень содержания пигментов сравнительно невысокий. Так, у *Crassula falcata* в Калифорнии (Spinger, Outlaw, 1988) и *Sedum telephium* в Греции (Rouhani, Vines, 1973) концентрация хлорофиллов в листьях составляла 5—7 мг/г сухой массы. Это сопоставимо с нашими данными по *H. triphyllum*.

Исследования пигментного комплекса листьев *S. acre* показали, что по содержанию пигментов они существенно уступают

Таблица 30

**Содержание и соотношение фотосинтетических пигментов
в листьях *S. acre*, мг/г сухой массы, 2004 г.**

Фаза развития	Хл <i>a</i>	Хл <i>b</i>	Хл (<i>a+b</i>)
Вегетативный рост	1.44 ± 0.17	0.55 ± 0.10	2.00 ± 0.23
Цветение	0.82 ± 0.07	0.45 ± 0.07	1.27 ± 0.14
Плодоношение	1.54 ± 0.04	0.53 ± 0.06	2.07 ± 0.11
Вынужденный покой	2.1 ± 0.18	0.76 ± 0.01	2.8 ± 0.14

Таблица 30 (продолжение)

Фаза развития	Хл <i>a/b</i>	Сумма каротиноидов	Доля хлорофиллов в ССК, %
Вегетативный рост	2.8 ± 0.4	0.76 ± 0.07	61 ± 7
Цветение	1.9 ± 0.16	0.63 ± 0.05	76 ± 4
Плодоношение	3.0 ± 0.3	1.03 ± 0.08	56 ± 4
Вынужденный покой	2.5 ± 0.2	—	63 ± 3

растениям *R. rosea*, но ближе к *H. triphyllum* (табл. 30). Количество фотосинтетических пигментов у *S. acre* в 1.5—2 раза ниже, чем у растений пустыни Гоби, где были зарегистрированы виды с чрезвычайно малым содержанием хлорофилла и каротиноидов (Maslova, Porova, 1993). Существует мнение, что растения синтезируют мало хлорофиллов в местообитаниях с высокой инсоляцией (Мерзляк, 1998) и температурой, как в пустынях Гоби и Каракумы (Попова и др., 1989), а также в условиях рассеянной радиации, низких температур и бедных почв, как в Арктике (Лукьянова и др., 1986; Герасименко, Швецова, 1989).

Содержание хлорофиллов и каротиноидов в листьях *S. acre* заметно снижалось к цветению (начало июля), а затем вновь возрастало к плодоношению (конец июля—первая половина августа). В результате в течение вегетации наименьшее содержание фотосинтетических пигментов растения имели в самый теплый период (июль). Зимнезеленые листья *S. acre* по содержанию фотосинтетических пигментов превышали летне-зеленые, что указывает на накопление пигментов в осенний период. Это можно рассматривать как адаптивную реакцию, способствующую сохранению фотосинтетического аппарата при нахождении растения под снегом. Такое же увеличение содер-

жания пигментов в зимнезеленых листьях было выявлено у растений *Ajuga reptans*, произрастающих в подзоне средней тайги (Дымова, Головки, 2001; Дымова, Тетерюк, 2003). В отличие от *H. triphyllum*, листья *S. acre* характеризовались более высоким относительным содержанием каротиноидов. Величина соотношения Хл/каротиноиды составляла 2—2.5, что сближает *S. acre* с *R. rosea*. Такие величины были выявлены у арктических растений и растений Памира, где каротиноиды играют защитную роль от низких температур и высокой инсоляции (Попова и др., 1989).

Таким образом, пигментный аппарат исследованных видов толстянковых характеризуется сравнительно невысоким содержанием хлорофиллов и каротиноидов. В порядке возрастания концентрации фотосинтетических пигментов они составляют ряд: *S. acre* < *H. triphyllum* < *R. rosea*. Мы не выявили существенных различий в содержании и соотношении пигментов у культивируемых и дикорастущих растений. Наибольшей пластичностью пигментного аппарата отличался *H. triphyllum*. Это позволяет растениям данного вида занимать экотопы с широким спектром световых условий: от местообитаний под пологом леса до открытых песчаных участков в пойме реки. При высоком световом довольствии в листьях растений снижается содержание зеленых пигментов в мезофилле и накапливаются антоцианы в эпидерме. Можно полагать, что внепластидные пигменты — антоцианы, поглощающие свет в УФ- и сине-зеленой области, экранируют хлоропласты, в какой-то мере предохраняя фотосинтетический аппарат от фотодеструкции. Не исключено также, что антоцианы — вещества фенольной природы, могут выполнять сигнальные функции, запуская процесс старения листьев. Реутилизация углерода и азота из стареющих листьев способствует репродукции растений, более быстрому формированию семян и отложению запасных веществ в корневых клубнях. В отличие от *H. triphyllum* *R. rosea* характеризуется сравнительно высоким абсолютным и относительным содержанием каротиноидов, что, вероятно, связано с приспособлением растений к обитанию в суровых горных и арктических условиях. *S. acre* — зимнезеленый вид с довольно низким уровнем накопления пигментов, что отражает его стресс-толерантную стратегию и медленный рост. Основываясь на результатах анализа пигментного аппарата, исследованные виды толстянковых можно отнести к растениям со средней степенью светолюбия.

4.3. CO₂-газообмен листьев

Основой жизнедеятельности, роста и продуктивности растений являются процессы превращения энергии, ассимиляции углерода и минеральных элементов, тесно сопряженные с фотосинтезом и дыханием. Внешним проявлением этих двух важнейших функций является CO₂-газообмен. По интенсивности CO₂-газообмена и зависимости его от факторов среды можно судить о метаболической активности и адаптивных реакциях растений. Поэтому изучение поглощения и выделения CO₂, взаимосвязи энергетического и углеродного обменов составляют основу большинства экофизиологических программ (Заленский, 1977; Вознесенский, 1977; Лархер, 1978; Lambers et al., 1998; Larcher, 2003).

Нами проведено сравнительное изучение CO₂-газообмена толстянковых, обитающих на Севере. Скорость поглощения (видимый фотосинтез, Pn) или выделения CO₂ (темновое дыхание, R_p) определяли в открытой системе с помощью инфракрасного газоанализатора Infralit-4 (Германия) и LI-7000 (Li-COR, США), подключенного по дифференциальной схеме. Калибровку газоанализатора газовыми смесями проводили с помощью установки, конструктивные особенности которой подробно описаны в работах М. Д. Сивкова и С. К. Назарова (1987, 1990). Изучение влияния света, температуры и водного режима на эти показатели позволило охарактеризовать отношение растений к ведущим факторам среды и оценить соответствие их метаболизма климату.

Световая зависимость фотосинтеза. Свет является основным фактором среды, определяющим жизнедеятельность растений как автотрофных организмов. Многообразный мир растений демонстрирует целый спектр адаптаций, направленных на тонкую настройку фотосинтетического аппарата к световым условиям. Информацию о способности растений адаптироваться к условиям освещения можно получить при анализе световой кривой фотосинтеза.

Для получения световой кривой листья *R. rosea* и *H. triphyllum* или кусочки побегов (1.5—2 см) *S. acre* помещали в термостатируемую листовую камеру и экспонировали при определенной освещенности под ртутной лампой (ДРЛФ-1000) до установления постоянной скорости видимого фотосинтеза. Обычно начинали измерения с низких значений ФАР, ступенчато повышая освещенность. Затем определяли интенсивность выделения CO₂ листьями в полностью затемненной камере. Скорость темнового дыхания регистрировали спустя 20—25 мин после затемнения. Световые зависимости газообмена измеряли при разных температурах (10, 15, 20 и 30 °C). Изучение поглощения

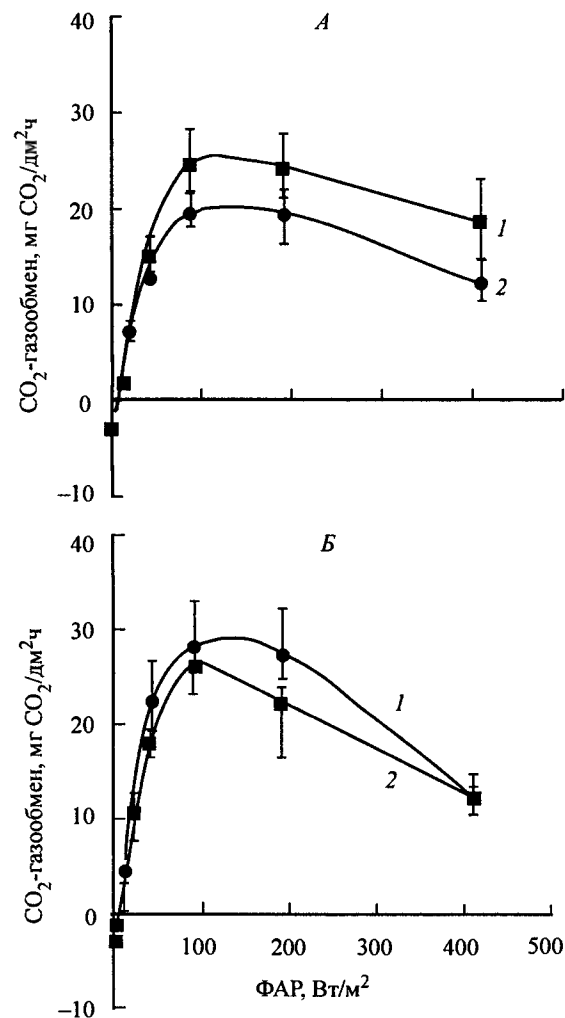


Рис. 40. Световая зависимость видимого фотосинтеза листьев растений *Rhodiola rosea* уральского (1) и арктического (2) происхождения при 15 °C (1—17 июня 1999 г. — А, 3—23 июня 2000 г. — Б).

CO₂ в листьях *R. rosea* на Приполярном Урале проводили при естественном (солнечном) свете и температуре 17—20 °C. Кардинальные точки световой зависимости видимого фотосинтеза находили, как описано в работе (Гармаш, Головкин, 1997).

Как видно на рис. 40, зрелые листья культивируемых растений *R. rosea* уральского и арктического происхождения в разные годы достоверно не отличались по скорости нетто-ассимиляции

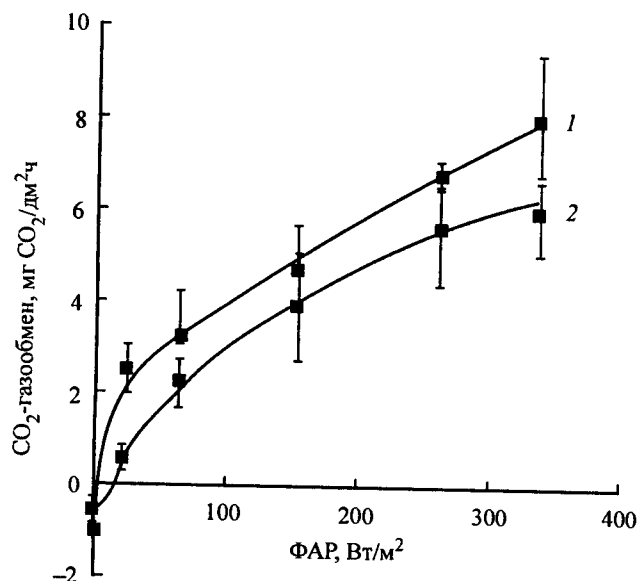


Рис. 41. Световая зависимость видимого фотосинтеза листьев *Rhodiola rosea* в местах естественного произрастания на Приполярном Урале при 17–20 °С (2002 г. — 1 и 2003 г. — 2).

CO₂ при разной освещенности. Световые зависимости характеризовались сравнительно высоким значением тангенса угла наклона начального участка (свыше 0.06). Видимое поглощение CO₂ в листьях начиналось при освещенности 4–5 Вт/м² ФАР. С увеличением ФАР до 40–50 Вт/м² скорость видимого фотосинтеза (Рп) возрастала почти линейно, достигая 8–10 мг CO₂/дм²ч. При освещенности 100–120 Вт/м² отмечали насыщение Рп светом. В области светового насыщения скорость видимого фотосинтеза составляла 20–25 мг CO₂/дм²ч, что в 3 раза выше, чем при радиации приспособления (25–30 Вт/м² ФАР). Скорость темнового выделения CO₂ равнялась 2.5–3 мг CO₂/дм²ч.

Проведенные измерения видимого фотосинтеза показали, что для листьев растений из естественных местообитаний по сравнению с растениями на делянках характерна более низкая скорость ассимиляции CO₂ (рис. 41). Положительный газообмен начинался у растений, обитающих в условиях Урала, при ФАР 5–10 Вт/м². Повышение освещения приводило к увеличению скорости Рп. При освещенности, близкой к насыщающей, листья *R. rosea* на Урале поглощали CO₂ со скоростью около 8 мг CO₂/дм²ч. Отдельные особи

при максимальном уровне освещения могли ассимилировать со скоростью около 15 мг CO₂/дм²ч.

В благоприятных условиях растения *R. rosea* способны к образованию второй генерации побегов (летне-осенних). Пик их развития приходится на июль–август. Измерения CO₂-газообмена побегов первой и второй генерации у культивируемых растений в начале августа показали, что в расчете на единицу площади более молодые листья побегов второй генерации в области светового насыщения около 100 Вт/м² ФАР фотосинтезировали со скоростью около 8 мг CO₂/дм²ч, тогда как листья первой генерации сохраняли более высокую фотосинтетическую способность, особенно у растений арктического происхождения (рис. 42). Листья побегов второй генерации, сформированные в середине лета, имели более низкую удельную поверхностную плотность, равную 0.44 г/дм², по сравнению с листьями побегов первой генерации (0.74 г/дм²). Поэтому при расчете на сухую массу разница в интенсивности CO₂-газообмена листьев разных генераций существенно сокращается.

Следует отметить, что в ряде случаев при ФАР, превышающей насыщающую радиацию в 2–3 раза, и температуре 15 °С листья *R. rosea* демонстрировали признаки светового ингибирования (рис. 40). При ФАР 400 Вт/м², что эквивалентно интенсивности радиации в ясный солнечный день, скорость Рп снижалась почти на 30 % по сравнению с максимальными значениями, зарегистрированными при 100–120 Вт/м² ФАР. Следует отметить, что температура 15 °С, при которой проведены определения, близка к средней температуре июля в подзоне средней тайги. Однако для жизнедеятельности растений большое значение имеют не только средние температуры, но и диапазон их варьирования. Поэтому мы провели изучение световой зависимости Рп при разных температурах, включая и максимальные в период исследования. Целесообразность такого подхода обусловлена еще и тем, что видимый CO₂-газообмен является результирующей нескольких процессов: фотосинтеза, темнового дыхания, фотодыхания, которые имеют разные температурные оптимумы.

Характер световых кривых CO₂-газообмена сильно зависел от температуры, особенно в области высокой освещенности (рис. 43). Если при 10 °С скорость Рп сохранялась на высоком уровне в диапазоне ФАР от 100 до 400 Вт/м², то сочетание высокой температуры и освещенности в большинстве случаев приводило к депрессии фотосинтеза. Температура 30 °С была критической для видимого поглощения CO₂, скорость Рп снижалась уже на начальном участке световой кривой (при низких

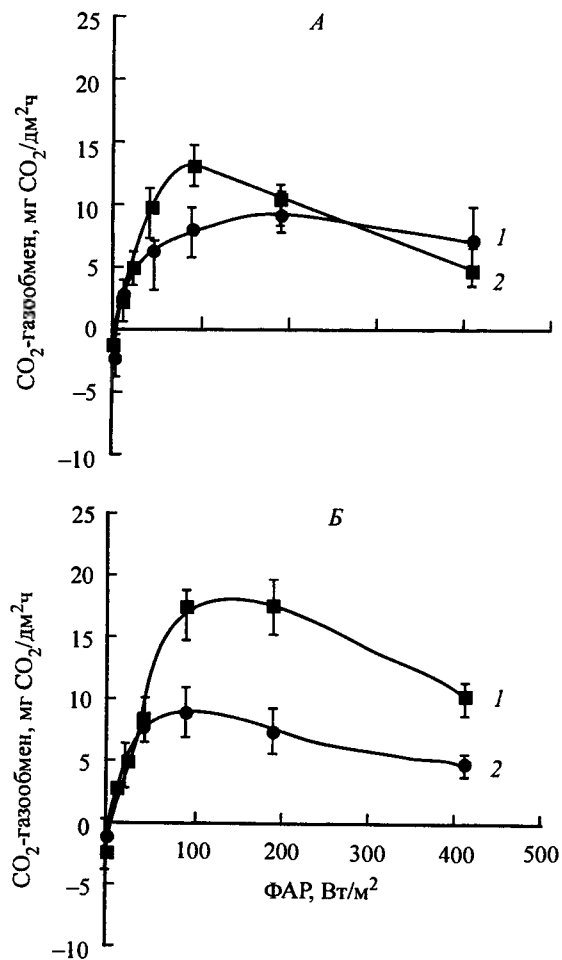


Рис. 42. Световая зависимость видимого фотосинтеза листьев побегов *Rhodiola rosea* уральского (А) и арктического (Б) происхождения при 15 °С.

Листья побегов первой (1) и второй (2) генерации, 1—10 августа 2000 г.

значениях освещенности), а в области насыщающей радиации была в 5 раз ниже, чем при 15—20 °С. Интересно отметить, что в условиях высокой температуры возрастали значения стандартного отклонения средних величин Р_п, что в определенной мере свидетельствует о повышении вариабельности данного процесса.

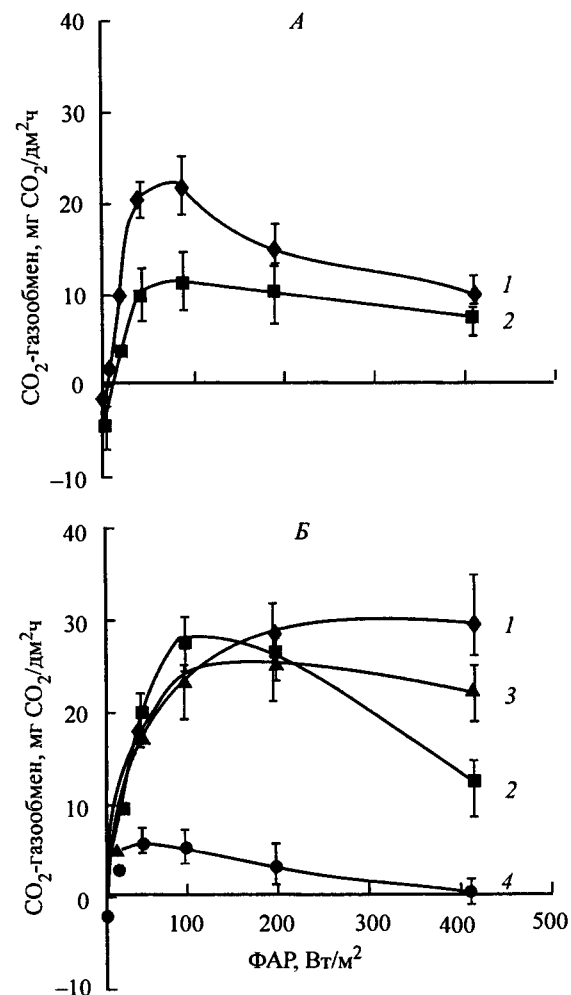


Рис. 43. Световая зависимость видимого фотосинтеза листьев *Rhodiola rosea* при разных температурах в разные периоды вегетации (2000 г.).

А — 11—13 мая, Б — 3—30 июня, В — 1—26 июля. 1, 2, 3, 4 — 10, 15, 20 и 30 °С соответственно.

Результаты анализа световой зависимости фотосинтеза характеризуют *R. rosea* как умеренно светолубивый вид. Листья растений способны эффективно ассимилировать CO₂ при освещенности втрое более низкой, чем полная. Расчеты показали, что для восстановления моля CO₂ листьям *R. rosea* в разные периоды вегетации требуется от 15 до 30 молей

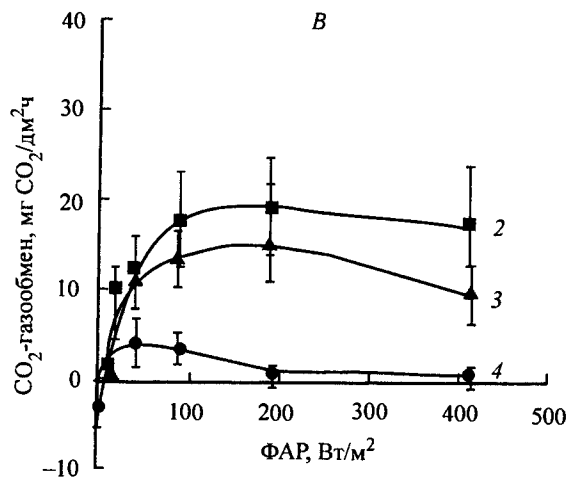


Рис. 43 (продолжение).

ФАР. Листья светолюбивого растения *Rhaponticum carthamoides*, культивируемого в сходных условиях, использовали для восстановления 1 моль CO_2 20—30 молей падающей ФАР (Гармаш, Головки, 1997), а листья теневыносливого неморального вида *Ajuga reptans* — около 40 молей ФАР (Дымова, Головки, 1998).

По типу световой зависимости фотосинтеза листья *H. triphyllum* мало отличались от *R. rosea* (рис. 44, А). Характер световой кривой зависел от температуры: при 10 °С она имела форму кривой с насыщением, при 20 °С отмечали некоторое снижение скорости нетто-фотосинтеза при насыщающей освещенности, а при 30 °С — значительную депрессию видимого поглощения CO_2 . С повышением температуры уменьшалась величина угла наклона начального участка световой кривой, возрастало значение светового компенсационного пункта (СКП) (табл. 31). Изучение световой зависимости видимого фотосинтеза листьев *H. triphyllum* в фазу цветения в разные по погодным условиям годы выявило хроническую депрессию видимого поглощения CO_2 в засушливый и теплый вегетационный период 2002 г. Это выражалось в низкой скорости Рп при высокой освещенности и уменьшении угла наклона начального участка световой кривой, что, по-видимому, является результатом увеличения устьичного сопротивления и/или повреждения фотосистем.

Фотосинтетический аппарат *S. acre* реагировал на повышение ФАР до 80—100 Вт/м² устойчивым усилением скорости

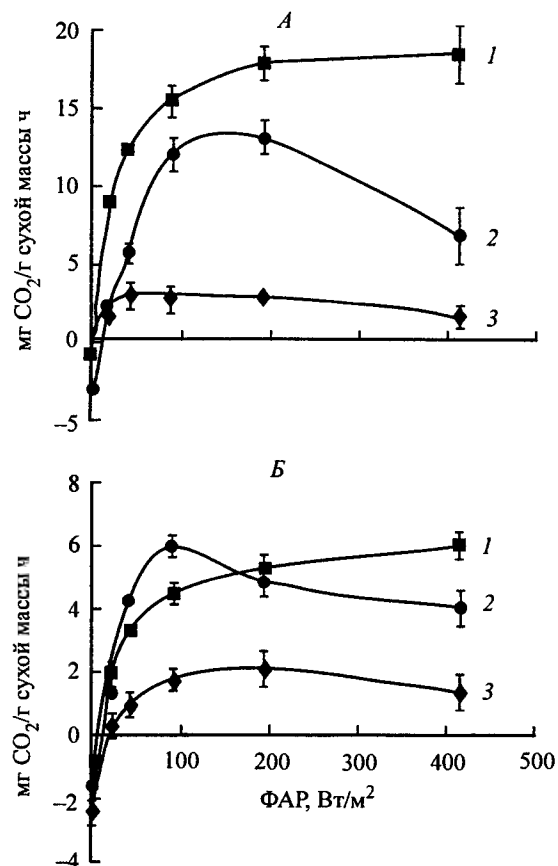


Рис. 44. Световые кривые видимого фотосинтеза листьев *Hylotelephium triphyllum* (А) и *Sedum acre* (Б) при 10 °С (1), 20 °С (2) и 30 °С (3). Определения выполнены в 2003 г.

поглощения CO_2 при умеренных температурах (10—20 °С) (рис. 44, Б). При высокой температуре (30 °С) интенсивность нетто-фотосинтеза на плато световой кривой была в 2—6 раза ниже, чем при умеренных температурах.

Анализ функционального состояния фотосинтетического аппарата растений *R. rosea* и *H. triphyllum* методом регистрации индукции флуоресценции хлорофилла с помощью портативного флуориметра РАМ-2100 показал, что при супероптимальной температуре 25—28 °С и ФАР свыше 1000 мк моль/м²с наблюдается снижение скорости транспорта электронов (ETR) в мембранах тилакоидов хлоропластов (рис. 45). Эти данные позволяют пола-

Таблица 31

Параметры световых кривых CO_2 -газообмена листьев *H. triphyllum* и *S. acre* при разной температуре, 2003 г.

Показатель	10 °C	20 °C	30 °C
<i>H. triphyllum</i>			
Тангенс угла наклона кривой (tg a)	0.032	0.039	0.015
Световой компенсационный пункт (СКП), Вт/м ² ФАР	2.1 ± 0.3	11.8 ± 0.6	14.4 ± 0.4
Интенсивность фотосинтеза на плато световой кривой ($\Phi_{\text{макс}}$), мг CO_2 /г сухой массы ч	19.29 ± 1.2	10.93 ± 1.3	3.35 ± 0.4
Дыхание (Дт), мг CO_2 /г сухой массы ч	1.15 ± 0.1	3.32 ± 0.4	5.05 ± 0.4
$\Phi_{\text{макс}}/\text{Дт}$	16.7	3.3	0.7
<i>S. acre</i>			
Световой компенсационный пункт (СКП), Вт/м ² ФАР	5.6 ± 0.6	10.9 ± 0.8	16.7 ± 0.8
Интенсивность фотосинтеза на плато световой кривой ($\Phi_{\text{макс}}$), мг CO_2 /г сухой массы ч	6.0 ± 0.6	4.28 ± 0.8	2.62 ± 1.5
Дыхание (Дт), мг CO_2 /г сухой массы ч	0.83 ± 0.2	1.63 ± 0.2	2.45 ± 0.3
$\Phi_{\text{макс}}/\text{Дт}$	7.2	2.6	1.1

гать, что сочетание высокой освещенности и температуры могут приводить у толстянковых, обитающих в условиях холодного климата, к подавлению фотосинтеза на уровне первичных процессов.

Проведенные с помощью портативного флуориметра сравнительные определения флуоресценции хлорофилла неотделенных листьев дикорастущих и культивируемых растений *R. rosea* не выявили существенных различий по величине ETR в диапазоне интенсивности падающей ФАР от 0 до 600 мкмоль/м² с (0—150 Вт/м²) (рис. 46). Растения на Приполярном Урале произрастали вдоль ручья в условиях затенения. Растения, культивируемые на делянке в подзоне средней тайги, получали пол-

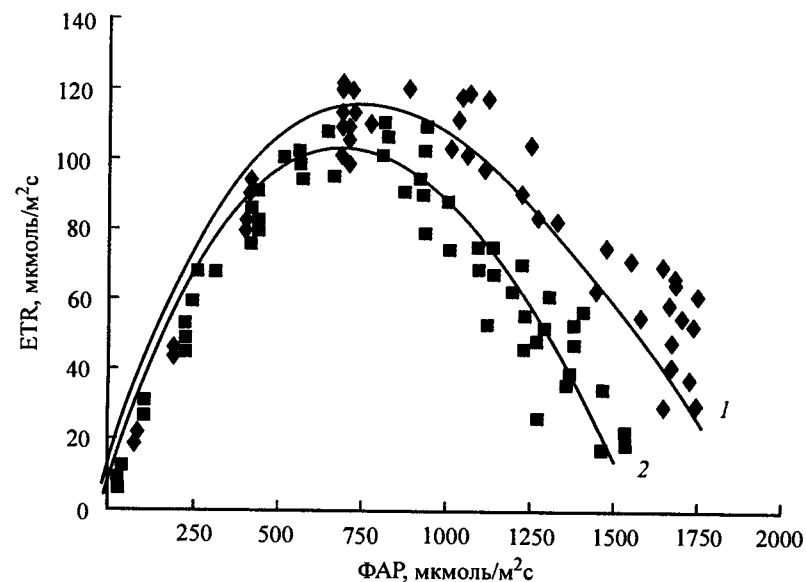


Рис. 45. Зависимость скорости транспорта электронов (ETR) в хлоропластах *Hylotelephium triphyllum* (1) и *Rhodiola rosea* (2) от плотности потока ФАР при 25—28 °C.

ный солнечный свет. Как видно из данных на рис. 46, разброс величин ETR у культивируемых растений при высокой интенсивности падающей радиации был весьма существенным. По нашему мнению, это может свидетельствовать о нестабильности фотосинтетического аппарата в условиях избыточной освещенности.

Сопоставление исследованных видов по максимальной скорости нетто-фотосинтеза, измеренной при оптимальных светотемпературных условиях, показало, что наибольшей фотосинтетической активностью листьев характеризуется *R. rosea*. Она превышала по скорости поглощения CO_2 растения *H. triphyllum* и *S. acre* в 1.5—2 и 3—5 раз соответственно. Высокая скорость Рп у *R. rosea* и низкая у *S. acre* коррелирует со строением листа и содержанием пигментов. Листья *R. rosea* имеют палисадную ткань и отличаются более высоким содержанием фотосинтетических пигментов. Данные о положительной корреляции между показателями мезоструктуры листа, содержанием хлорофилла и интенсивностью фотосинтеза отмечены и другими авторами (Мокроносов и др., 1973; Мокроносов, 1978; Попова и др., 1984).

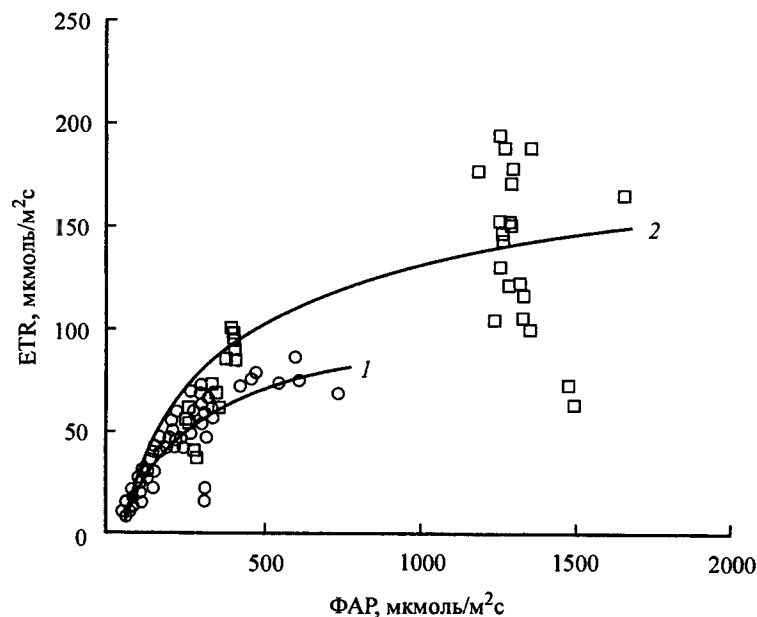


Рис. 46. Зависимость скорости транспорта электронов (ETR) от освещенности у растений *Rhodiola rosea*, произрастающих на приусадовом участке р. Балбанью (1) — 2003 г. и в культуре (2) — 2003 г.

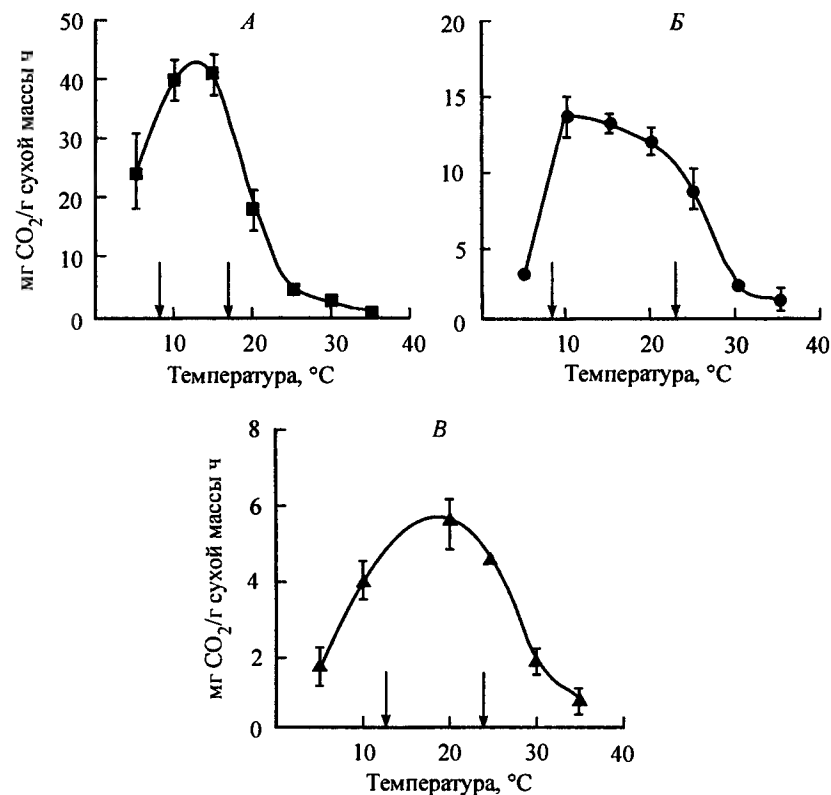


Рис. 47. Температурная зависимость видимого фотосинтеза листьев растений *Rhodiola rosea* (А), *Hylotelephium triphyllum* (Б) и побегов *Sedum acre* (В), при 90 Вт/м² ФАР. Стрелками отмечены границы зоны температурного оптимума.

Судя по мезоструктуре, содержанию и соотношению пигментов, интенсивности и характеру световой зависимости фотосинтеза, растения *H. triphyllum* и *S. acre*, как и *R. rosea*, можно отнести к группе умеренно светолюбивых видов. Причем по степени светолюбия они располагаются в следующем порядке: *R. rosea* > *H. triphyllum* > *S. acre*.

Зависимость CO_2 -газообмена от температуры. Тот факт, что характер световой кривой фотосинтеза толстянковых на Севере в сильной степени зависел от температуры, послужил основанием для более детального изучения роли температурного фактора в процессе ассимиляции. Температура комплексно влияет на фотосинтез, особенно на фотосинтетический метаболизм углерода. Считается, что согласование фотосинтетической деятельности с условиями среды, и в первую очередь с температурным режимом, является неременным фактором успешной адаптации растений.

Анализ температурной зависимости скорости поглощения CO_2 (рис. 47), измеренной при освещенности 90 Вт/м², позво-

лил выявить зону температурного оптимума фотосинтеза. Температурная зависимость фотосинтеза у всех трех видов имела форму куполообразной кривой. Диапазон оптимальных температур, оцениваемый в пределах 80 % уровня от максимального фотосинтеза, составлял у *R. rosea* 8—18 °С. При 5 °С листья *R. rosea* были способны фотосинтезировать со скоростью не менее 50 % от максимальной. У *H. triphyllum* и *S. acre* зона температурного оптимума фотосинтеза заметно шире и сдвинута на 3—5 °С в сторону более высоких температур. При 5 °С скорость ассимиляции CO_2 у этих видов не превышала 25—30 % от максимальных значений. В области повышенной температуры (30—35 °С) скорость ассимиляции у *H. triphyllum* и *S. acre* составляла 10—20 % от максимальной.

Полученные данные указывают на адаптированность фотосинтеза исследованных видов растений к умеренной температуре. Особенно ярко это проявляется у *R. rosea*, чей природный ареал на европейском Северо-Востоке охватывает Северный и Приполярный Урал, побережье и острова Северного Ледовитого океана. До недавнего времени считалось, что снижение скорости видимого поглощения CO_2 при супероптимальной температуре в значительной степени обусловлено повышением выделения дыхательной CO_2 . Дыхание почти экспоненциально возрастает в более широком диапазоне температур и резко падает при высоких температурах, повреждающих клетки (Семихатова, Денько, 1960; Головки, 1999).

Однако исследования индукции флуоресценции хлорофилла (см. рис. 45) при супероптимальной температуре и высокой освещенности свидетельствуют о возможном фотонгибировании. Чтобы более детально рассмотреть этот эффект, мы исследовали последствие высокой и низкой температуры на скорость транспорта электронов в ЭТЦ хлоропластов *R. rosea* на Приполярном Урале (рис. 48). Побеги опытных растений выдерживали 2.5 ч при температуре около 0 °С или 0.5 ч при 40 °С. Все это время побеги контрольных растений находились при естественной температуре 12—15 °С. Кратковременное действие супероптималь-

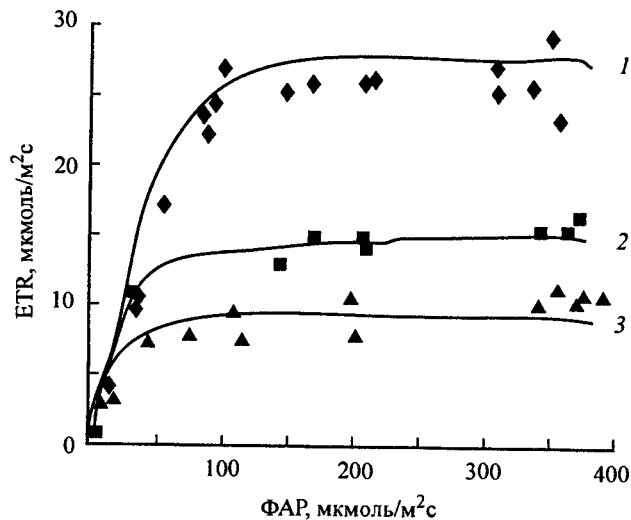


Рис. 48. Последствие охлаждения и прогревания листьев *Rhodiola rosea* на скорость транспорта электронов (ETR).

1 — контроль, 2 — экспозиция листьев 2.5 ч при 0 °С, 3 — экспозиция листьев 0.5 ч при 40 °С.

ных температур на листья *R. rosea* приводило к значительному подавлению транспорта электронов в мембранах тилакоидов, тогда как продолжительное действие пониженной температуры оказывало меньший эффект.

Изучение фотосинтеза листьев культивируемых растений *R. rosea* в разные годы показало, что в сезоны с сухой и теплой погодой (июль 1998 г.) наблюдается уплощение кривой температурной зависимости Рп: снижаются значения величины максимальной скорости в зоне температурного оптимума, а сама зона расширяется (рис. 49).

Влияние термических условий среды в период роста листьев на их фотосинтез хорошо прослеживается у побегов *R. rosea* разной генерации. Температурный режим, при котором развиваются побеги первой и второй генерации, различный. Если в первой половине мая, когда начинается интенсивный рост побегов первой генерации, средняя температура воздуха редко превышает 5—6 °С, то в июле она составляет 13—15 °С, а максимальные температуры могут достигать 30 °С. Из данных на рис. 50 видно, что в августе зрелые листья второй генерации отличались расширенным в зону более высоких температур оптимумом фотосинтеза, хотя среднемесячная температура воздуха в августе была на 3—5 °С ниже, чем в июне—июле. Как уже было показано, высокая освещенность в сочетании с супероптимальными температурами вызывает депрессию ассимиляции CO_2 .

Положение температурного оптимума фотосинтеза и кардинальные точки кривой являются хорошим показателем пластичности фотосинтетического аппарата. Акклиматизация растений к температурным условиям может происходить очень быстро. Так, у арктического вида *Oxyria digyna* смещение температурного оптимума на 10 °С вправо по температурной шкале было зафиксировано в течение суток (Кислюк и др., 1983; Пьянков, Васильковский, 1994). Высокую лабильность фотосинтеза и способность к ассимиляции при низких положительных температурах у *O. digyna* связывали с оптимальным пулом интермедиатов цикла Кальвина, быстрой его регенерацией, максимальным использованием фосфотриоз (Пьянков, 1991).

Как показали наши исследования, растения *R. rosea* способны при 5 °С ассимилировать CO_2 со скоростью 50—60 % от максимальной. По данным (Кислюк, Денько, 1976), тундровые особи характеризовались меньшей устойчивостью листьев к нагреву по сравнению с растениями, выращиваемыми в бореальной зоне. Пониженная теплоустойчивость клеток *R. rosea*, по мнению авторов, свидетельствует, о способности расти

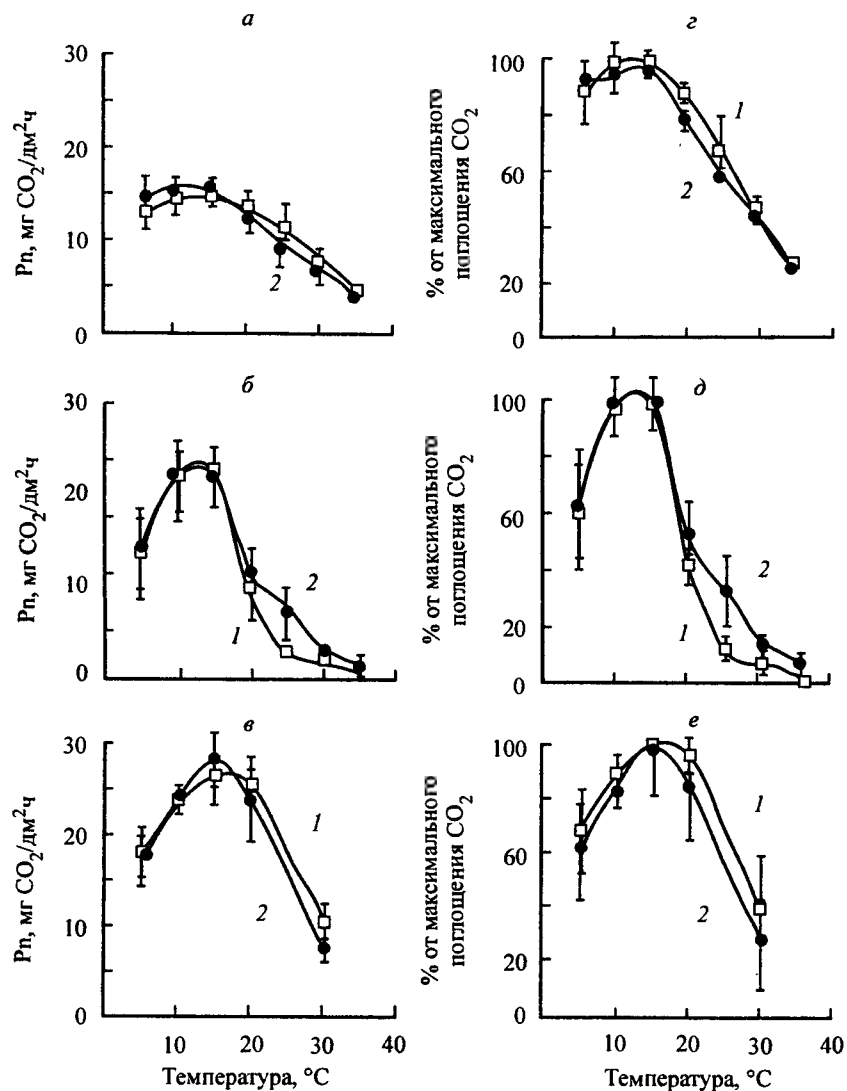


Рис. 49. Температурная зависимость видимого фотосинтеза листьев *Rhodiola rosea* уральского (1) и арктического (2) происхождения при 90 Вт/м² ФАР.

Данные в абсолютных (а, б, в) и относительных (з, д, е) единицах: а, з — июль 1998 г.; б, д — июнь 1999 г.; в, е — июнь 2000 г.

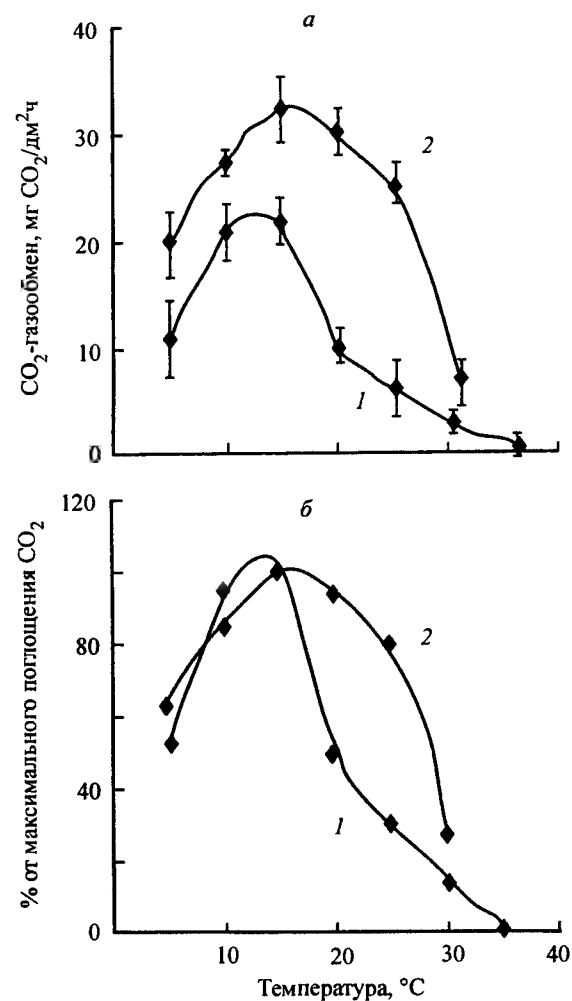


Рис. 50. Температурная зависимость видимого фотосинтеза листьев *Rhodiola rosea*.

Данные в абсолютных (а) и относительных (б) единицах; побеги первой (1) (определения проведены 3—26 июля 1999 г.) и второй (2) генерации (10—16 августа 1999 г.).

и развиваться при температурах, являющихся низкими для растений других климатических зон. Прежде всего это связано с высоким уровнем конформационной подвижности белковых макромолекул высокоширотных видов при низких температурах. В работах В. Я. Александрова (1975) и М. И. Лютовой (1995)

отмечено, что изучение кинетических свойств ферментов при температурной адаптации растений не позволяет однозначно судить о способности ферментов к изменению термостабильности. Скорее всего, высокоширотные виды, и в том числе *R. rosea*, характеризуются широкой толерантной зоной термостабильности белков.

Следует учитывать, что северные растения приспособляются к неблагоприятным условиям благодаря морфофизиологическим особенностям, способности поддерживать сравнительно высокую активность метаболизма при пониженных температурах и занимают экологические ниши с максимально благоприятными температурными условиями. Однако сниженный температурный оптимум видимого фотосинтеза — лишь один из этих показателей (Mooney, Billings, 1961; Герасименко, Заленский, 1973; Пьянков, 1978).

Учитывая всю совокупность имеющихся данных, можно отнести *R. rosea* к группе видов со сравнительно пластичным фотосинтезом, способных ограниченно (на 3—5 °C) сдвигать зону температурного оптимума ассимиляции CO₂ при изменении термических условий. Благодаря такой способности растения хорошо адаптируются при перенесении из арктических условий в подзону средней тайги. В отличие от *R. rosea*, у *H. triphyllum* и *S. acre* температурный оптимум фотосинтеза заметно шире и сдвинут в сторону более высоких температур (рис. 51). При 5 °C скорость ассимиляции CO₂ у этих видов не превышала 25—30 % от максимальных значений. Листья *H. triphyllum* и *S. acre* сохраняют способность к нетто-фотосинтезу в области повышенных температур (30 °C), при которых у *R. rosea* уже наблюдается выделение CO₂. Видимый фотосинтез у *H. triphyllum* и *S. acre* прекращался при температуре 35—37 °C. Полученные данные указывают на адаптированность фотосинтеза к более высоким температурам.

На наш взгляд, температурная зависимость фотосинтеза в определенной мере отражает распространение видов. Как уже отмечалось, ареал *R. rosea* на европейском Северо-Востоке охватывает Северный и Приполярный Урал, побережье и острова Северного Ледовитого океана с суровым климатом. Растения *S. acre* произрастают в зоне тайги, где климат теплее. При высоких температурах (> 25 °C) у исследованных видов толстянковых интенсивность фотосинтеза снижалась, что не характерно для растений-суккулентов из южных зон. Так, у растений, произрастающих в сухом и жарком климате, температурный оптимум находится около 30 °C (Вознесенский, 1977). Растения *H. telephium* в Греции (около Афин) имели

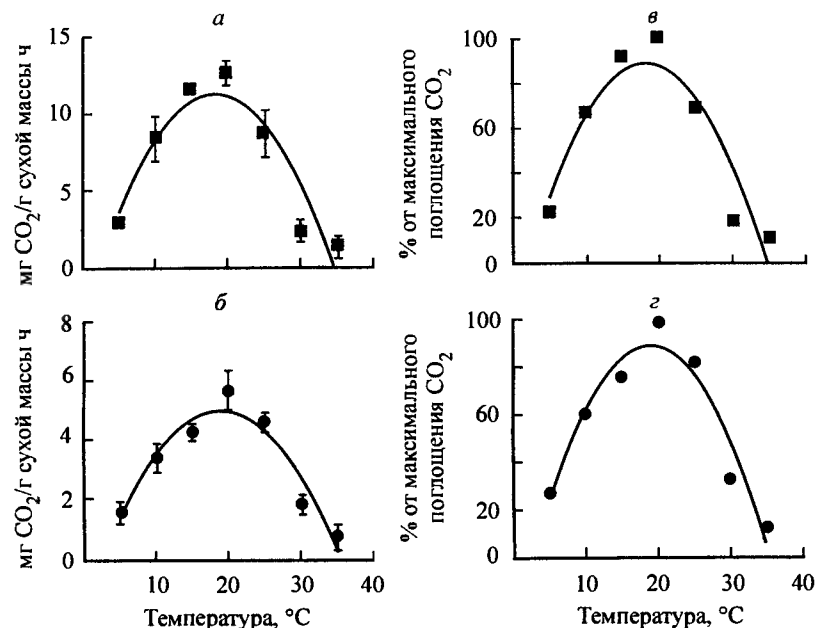


Рис. 51. Температурная зависимость интенсивности фотосинтеза листьев *Hylotelephium triphyllum* (а, в) и *Sedum acre* (б, г).

а, б — абсолютные значения; в, г — в процентах от уровня максимального фотосинтеза; фаза цветения, 2003 г.

температурный оптимум в интервале 35—40 °C (Rouhani, Vipess, 1973). Сравнение температурных кривых CO₂-газообмена растений из подзоны средней тайги и Средиземноморья позволяет говорить об адаптированности фотосинтеза *H. triphyllum* к температурам, преобладающим в конкретных местообитаниях. Это свидетельствует не только о функциональной пластичности данного вида, но и существовании различных экологических рас.

Таким образом, толстянковые на европейском Северо-Востоке неспособны эффективно фотосинтезировать при высоких температурах, что отличает их от растений, произрастающих в южных регионах.

Дыхание листьев. Видимый фотосинтез представляет собой результирующую нескольких процессов, включая темновое дыхание, сильно зависящее от температуры. Дыхательный газообмен растений является одним из внешних проявлений дыхательной функции, значение которой состоит в поставке энергии

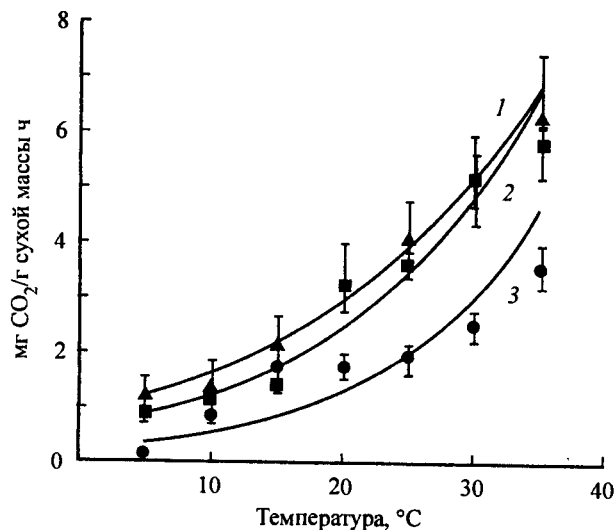


Рис. 52. Зависимость темного дыхания листьев *Rhodiola rosea* (1), фаза цветения — 1998 г.; *Hylotelephium triphyllum* (2) и вегетативных побегов *Sedum acre* (3) от температуры, фаза цветения, 2003 г.

и метаболитов для биосинтезов, поддержания и упорядочивания клеточных структур, транспорта веществ через мембраны (Головко, 1999). Изучение дыхания различных видов в конкретных местообитаниях дает ценную информацию о процессах жизнедеятельности, метаболической активности и адаптационной способности растений (Семихатова, 1998, 2000).

Наши определения показали, что с увеличением температуры в диапазоне 5—40 °C скорость темного выделения CO₂ в листьях толстянковых повышается экспоненциально (рис. 52). Величина температурного коэффициента Q₁₀ с повышением температуры варьировала незначительно. В диапазоне температуры, оптимальной для фотосинтеза, скорость дыхания увеличивалась при повышении температуры на 10 °C примерно вдвое.

Такие же закономерности изменения дыхания наблюдали при манометрическом изучении поглощения O₂ в листьях *R. rosea*. Скорость дыхания возрастала в диапазоне температуры от 10 до 40 °C, при 45 °C наблюдали заметное снижение поглощения O₂ (рис. 53). В литературе данных по дыханию толстянковых немного. Определения дыхания листьев *R. rosea* на о-ве Врангеля показали максимум поглощения O₂ при 40 °C (Иванова, Васильковский, 1976; Иванова и др., 1989). Максимальная скорость дыхания составляла 350—400 мкл O₂/г сырой массы ч. По форме

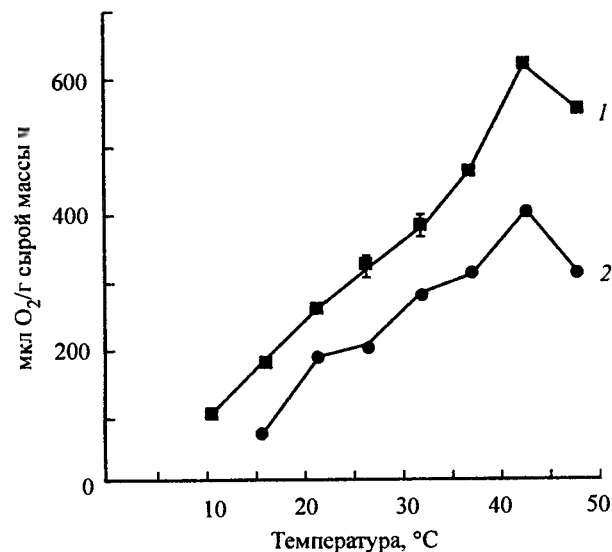


Рис. 53. Температурные зависимости темного дыхания листьев, определенные методом манометрии.

1 — растения на делянке, 7—8 июня 2000 г.; 2 — на о-ве Врангеля в середине вегетации.

полученная нами кривая практически не отличалась от кривой, представленной в работе Т. И. Ивановой с соавт. (1989). Авторы отнесли *R. rosea*, как и другие арктические суккуленты — *Claytonia arctica*, *Chrysosplenium wrightii*, к слабо дышащей группе растений. Следует отметить, что по скорости дыхания листьев растения *R. rosea*, культивируемые в подзоне средней тайги, превышали арктические особи примерно на 30 %, в широком диапазоне температур (10—40 °C). По-видимому, это связано с более высокой скоростью роста и доступностью элементов почвенного питания.

Особенностью *R. rosea* по сравнению с растениями других климатических зон является повышенная дыхательная активность при пониженных температурах 5—10 °C и низкая устойчивость дыхания к повышенным температурам (свыше 40 °C). Сравнение кривых на рис. 53 показывает, что оптимум дыхания был одинаковым в разных условиях обитания.

Следует отметить, что способность поддерживать сравнительно интенсивное дыхание при пониженной температуре является характерным свойством многих высокогорных и высокоширотных видов (Семихатова, 1998). Дыхательная способность

листьев *R. rosea* в условиях умеренной зоны (Ленинградская обл.), в Субарктике (Кольский п-ов) и в Арктике (о-в Врангеля) варьировала в пределах 0.11—0.17 мг CO_2 /г сухой массы ч при 10—15 °С (Иванова, Васьковский, 1976; Иванова и др., 1983).

Известно, что на величину дыхания и положение температурного оптимума оказывает влияние продолжительность экспозиции (Семихатова, Денько, 1960). Для *R. rosea* с о-ва Врангеля было отмечено, что увеличение продолжительности экспозиции листьев при супeroптимальных температурах не приводило к смещению температурного оптимума дыхания. По этому признаку авторы (Иванова и др., 1989) отнесли *R. rosea* к группе видов «для дыхания листьев которых характерно небольшое изменение интенсивности при увеличении температуры в области высоких ее значений». Сопоставление *R. rosea* из различных частей ареала показало, что особи, произрастающие на о-ве Врангеля и в Хибинах, характеризовались одинаковой критической температурой для дыхания листьев (40—45 °С). По определению О. А. Семихатовой (1996), критическая — максимальная температура, при которой скорость дыхания снижается за 1 ч не менее чем на 30 %. Этот показатель отражает термоустойчивость дыхательной системы растений и, следовательно, способность функционировать при повышенных температурах. В отличие от толстянковых, произрастающих в теплом аридном климате, у которых критическая температура дыхания достигает 50—55 °С, у северных видов величина данного показателя примерно на 10 °С ниже.

4.4. Суточные изменения CO_2 -газообмена и общей кислотности клеточного сока листьев

Выявленные нами закономерности изменения CO_2 -газообмена в зависимости от свето-температурных условий проявились и при изучении суточного хода толстянковых. В оптимальных температурных условиях и при хорошем водоснабжении скорость нетто-фотосинтеза у *H. triphyllum* изменялась вслед за освещенностью (рис. 54, А). В условиях жаркой погоды отмечали угнетение функции, что выражалось в общем снижении фотосинтетической активности вплоть до прекращения видимого поглощения CO_2 в полуденные часы (рис. 54, Б). Сходные реакции наблюдали у *S. acre* и у *R. rosea*. Скорость нетто-фотосинтеза листьев культивируемых на делянках растений *R. rosea* при повышении температуры воздуха в дневное время до 25—28 °С снижалась

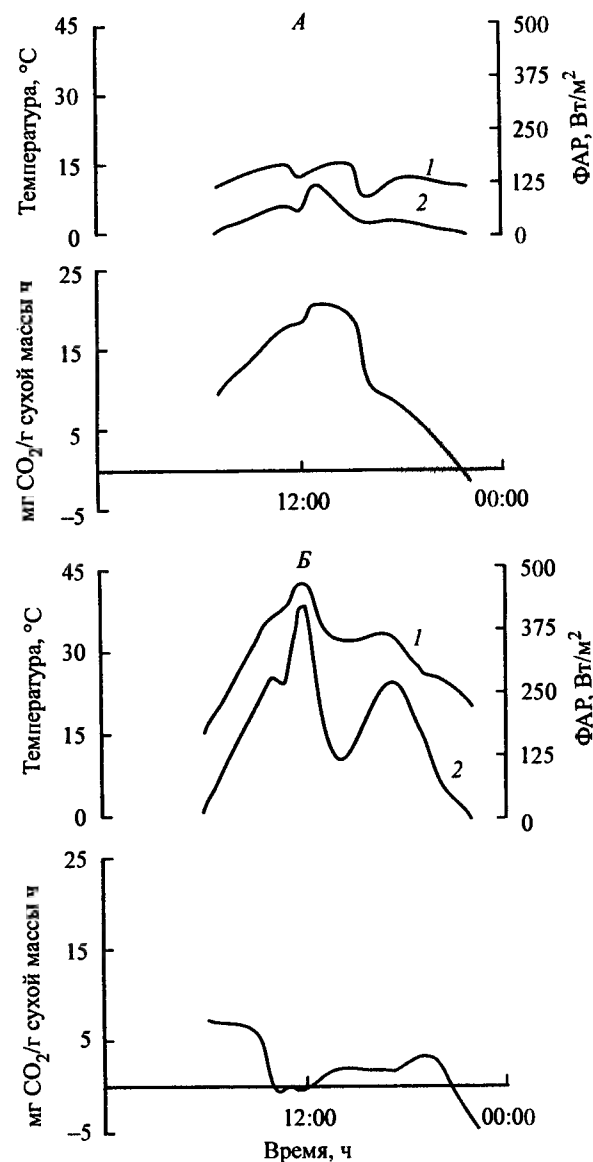


Рис. 54. Суточный ход газообмена листьев *Hylotelephium triphyllum* при умеренной (А) и высокой (Б) температуре воздуха.
1 — температура, 2 — освещенность, цветение — плодоношение, 2004.

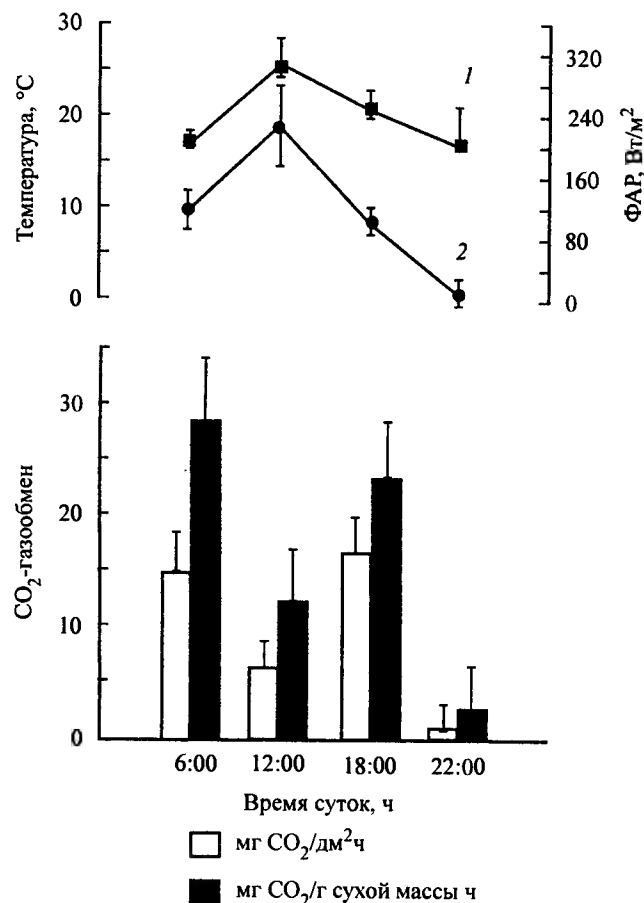


Рис. 55. Суточный ход газообмена листьев *Rhodiola rosea*.

1 — температура, 2 — освещенность, цветение—плодоношение, 2000 г.

в 2—3 раза по сравнению с утренними часами (рис. 55). Снижение скорости Рп происходило вследствие нескольких причин: уменьшения устьичной проводимости, усиления темнового дыхания, более устойчивого к высоким температурам, и, вероятно, подавления транспорта электронов. Измерения интенсивности транспирации листьев показали, что к полудню она снижалась почти в 3 раза по сравнению с утренними часами и составляла около 600 мг Н₂О/дм²ч. Как известно, снижение транспирации прямо коррелирует со снижением устьичной проводимости и вызвано уменьшением устьичной апертуры. Это позволяло листьям сохранять оводненность на высоком уровне (87—89 %)

при различных термальных условиях, влагообеспеченности и освещенности.

В жаркий сухой период для суточного хода Рп листьев *R. rosea* и *H. triphyllum* характерно два максимума. Первый наблюдали в утренние часы, второй — в вечерние, когда температурные и световые условия для растений были более оптимальными. В условиях Арктики для *R. borealis*, близкого к *R. rosea* вида, была показана суточная динамика потенциальной интенсивности фотосинтеза с полуденным максимумом (Герасименко, Швецова, 1989). У растений высоких широт в условиях круглосуточного освещения важным фактором является температура; случаи дневной депрессии нетто-фотосинтеза могут компенсироваться в «ночное» время. По разным данным, «ночной» фотосинтез обеспечивает до 30 % суточной ассимиляции CO₂. Изучение устьичного аппарата суккулента *R. borealis* в условиях Арктики показало, что смена фаз движения устьиц наблюдается достаточно четко (Свешникова, 1982). Во время максимальной освещенности и относительно высокой температуры устьица открыты полностью. Полное смыкание устьиц наблюдали после 22—23 ч. Следовательно, растения в высоких широтах характеризуются более длительным временем работы устьичного аппарата, что может компенсировать низкую активность фотосинтетического процесса в условиях пониженных температур или частой облачности.

Виды сем. Crassulaceae, обитающие в сухом теплом климате, проявляют специфический тип адаптации — переход на САМ-путь фотосинтеза (Luttge, 2004). Суть его заключается в следующем: устьица растений днем закрыты и открываются только ночью. Поглощенная в ночное время CO₂ связывается с помощью ФЕП-карбоксилазы органическими кислотами, которые в течение ночи накапливаются в вакуолях, что приводит к закислению клеточного сока (Black, Osmond, 2003). Днем при закрытых устьицах происходит декарбоксилирование органических кислот, и CO₂ восстанавливается в стромах хлоропластов по обычному C₃-пути с участием РБФ-карбоксилазы.

Нам не удалось выявить выраженных признаков САМ-фотосинтеза у *R. rosea*. В ночные часы поглощения меченой углекислоты (¹⁴CO₂) не происходило. У *H. triphyllum* спустя 8 ч после ночной экспозиции в атмосфере ¹⁴CO₂ меченый углерод в небольших количествах был обнаружен во всех надземных органах растений (табл. 32). Это позволяет предположить, что в отличие от *R. rosea*, *H. triphyllum* способен к ночной фиксации CO₂.

Величина рН клеточного сока листьев *R. rosea* изменялась в течение суток незначительно, хотя и была несколько ниже, чем в листьях картофеля, типичного представителя C₃-расте-

Таблица 32

Содержание метки в растении *H. triphyllum*
через 8 ч после 30-минутной экспозиции в атмосфере $^{14}\text{CO}_2$,
19 августа 2003 г.

Часть растения	Удельная активность, имп./100 мг сухой массы мин	Общая активность, имп./растение
Лист	84 ± 21	272 ± 79
Стебель	52 ± 23	510 ± 143
Соцветие	56 ± 10	280 ± 733
Подземная часть	Фон*	Фон

Примечание. * — фооновая активность составляет 2.3 ± 0.3 имп./100 мг сухой массы мин.

ний (рис. 56). У *H. triphyllum* и *S. acre* наблюдали более выраженную динамику pH. В утренние и дневные часы величина pH была ниже, чем в вечерние. Другими словами, в течение ночи происходило небольшое закисление клеточного сока, что может указывать на накопление органических кислот. Суточные

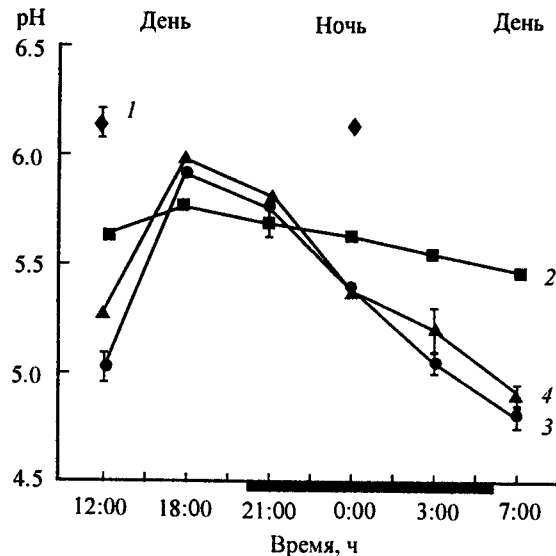


Рис. 56. Суточная динамика pH клеточного сока листьев *Solanum tuberosum* (1), *Rhodiola rosea* (2), *Hylotelephium triphyllum* (3) и побегов *Sedum acre* (4), июль 2003 г.

изменения кислотности клеточного сока у типичных САМ-видов происходят в значительном диапазоне — до 1.5 единиц pH и выше (Магомедов, 1988; Кузнецов и др., 2000).

Ответ на вопрос о том, способны ли обитающие на Севере растения сем. Crassulaceae к индукции САМ-пути, важен для понимания механизмов и эволюции путей адаптации, модификации генотипов, роли функциональной пластичности в их распространении. На некоторых Sedoideae экспериментально показана возможность перехода на САМ-тип фотосинтеза при воздействии на растения водного стресса. Так, *S. telephium* при хорошем поливе был типичным C_3 -видом, без полива наблюдали экспрессию САМ (Lee, Griffiths, 1987). В ряде работ для представителей рода *Sedum* горного происхождения было показано переключение первичной фиксации CO_2 с C_3 на САМ-путь при изменении температуры, водообеспечения, длины дня (Martin, Zee, 1983; Groenhof et al., 1986; Martin, Jackson, 1986; Gravatt, Martin, 1992). Накопление органических кислот в ответ на водный дефицит и, как следствие, повышение кислотности клеточного сока является основным показателем перехода суккулентных растений на САМ-тип метаболизма (Cushman, Borland, 2002; Мамушина, Зубкова, 2005). Если судить по ночному снижению pH, то в отличие от *R. rosea*, *H. triphyllum* и *S. acre* в условиях Севера проявляют признаки перехода на САМ-тип фотосинтеза.

4.5. Реакция растений на водный стресс

Известно, что САМ-тип фотосинтеза может обеспечивать растениям низкую скорость ассимиляции и соответственно слабый рост. Для выявления реакции толстянковых, произрастающих на Севере, к воздействию водного стресса нами было поставлено несколько опытов в природных условиях и контролируемой камере.

В опыте № 1 на генеративно зрелые растения *R. rosea* и *H. triphyllum* воздействовали засухой и засолением. Для этого растения с делянки переносили в сосуды. Контрольные растения поливали по мере необходимости. В варианте с засухой полив не проводили; в варианте с засолением вносили NaCl из расчета 2.5 г/кг почвы, растения поливали. CO_2 -газообмен определяли через 2 нед от начала опыта в течение суток с интервалом 3–4 ч. Днем у стрессированных растений наблюдали нетто-фотосинтез, а ночью — дыхание (рис. 57). У *R. rosea* водный стресс и засоление вызвали подавления скорости видимого поглощения CO_2 , особенно в утренние часы. У *H. triphyl-*

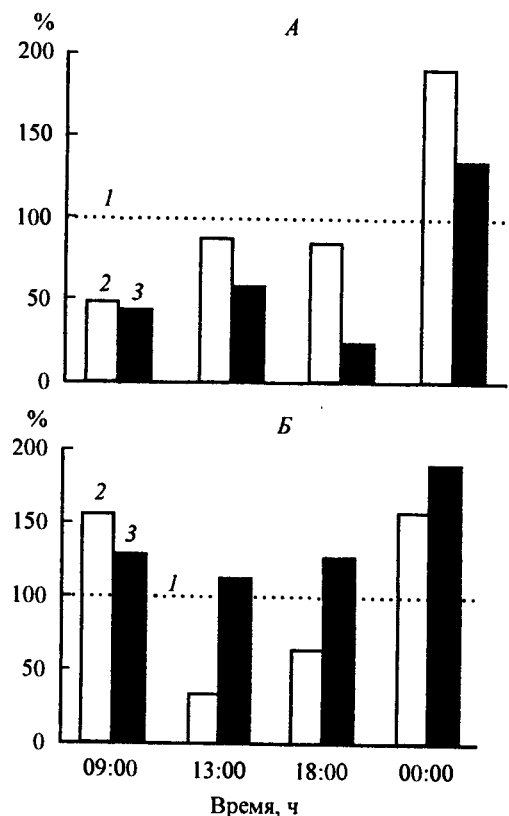


Рис. 57. Суточная динамика CO_2 -газообмена листьев контрольных и стрессированных растений *Rhodiola rosea* (А) и *Hylotelephium triphyllum* (Б), в процентах от контроля.

1 — контроль, 2 — засоление, 3 — засуха. Время: 9:00—18:00 ч — поглощение CO_2 ; 0:00 ч — выделение CO_2 .

lum депрессию видимого фотосинтеза отмечали только в после-полуденное время в варианте с засолением. Засуха, наоборот, несколько активировала процесс ассимиляции: в утренние часы опытные растения *H. triphyllum* превышали контрольные по скорости фотосинтеза. Следует отметить, что у обоих видов засоление и засуха вызывали повышение темнового дыхания. Мы связываем это с дополнительными затратами энергии на репарацию и поддержание структурной биомассы в условиях стресса.

Засоление приводило к разбуханию хлоропластов опытных растений (см. табл. 5) и снижению содержания фотосинтетических пигментов (табл. 33). При засухе, наоборот, концентрация

Таблица 33
Влияние засухи и засоления на содержание пигментов листьев *R. rosea* и *H. triphyllum*, мг/г сухой массы

Вариант	Хл а	Хл b	Хл (a+b)	Хл a/b	Каротиноиды	Хл (a+b)/каротиноиды
<i>R. rosea</i>						
Контроль	3.38 ± 0.22	1.16 ± 0.03	4.54 ± 0.25	2.9 ± 0.1	1.16 ± 0.09	3.9 ± 0.2
Засоление	1.95 ± 0.16	0.78 ± 0.06	2.73 ± 0.20*	2.5 ± 0.2	0.77 ± 0.07*	3.6 ± 0.1
Засуха	4.29 ± 0.41	1.51 ± 0.07	5.80 ± 0.46*	2.8 ± 0.2	1.49 ± 0.17	3.9 ± 0.2
<i>H. triphyllum</i>						
Контроль	3.91 ± 0.18	1.30 ± 0.14	5.21 ± 0.23	3.0 ± 0.3	1.15 ± 0.12	4.5 ± 0.1
Засоление	3.23 ± 0.17	1.27 ± 0.09	4.50 ± 0.19*	2.5 ± 0.2	1.15 ± 0.13	3.9 ± 0.2
Засуха	4.01 ± 0.39	1.47 ± 0.16	5.48 ± 0.54	2.7 ± 0.1	1.03 ± 0.08	5.3 ± 0.2

Примечание. * — различия между контролем и опытом достоверны при уровне значимости $p < 0.05$ соответственно.

Таблица 34

Параметры флуоресценции хлорофилла листьев контрольных и опытных растений *R. rosea* и *H. triphyllum*

Вариант	F_0	F_v/F_0	F_v/F_m
<i>R. rosea</i>			
Контроль	0.15 ± 0.01	3.9 ± 0.13	0.80 ± 0.01
Засоление	0.20 ± 0.02	2.5 ± 0.18	$0.71 \pm 0.01^*$
Засуха	0.21 ± 0.02	2.9 ± 0.28	$0.77 \pm 0.01^*$
<i>H. triphyllum</i>			
Контроль	0.21 ± 0.01	3.0 ± 0.16	0.74 ± 0.01
Засоление	0.19 ± 0.02	3.1 ± 0.17	0.76 ± 0.01
Засуха	0.21 ± 0.02	3.1 ± 0.21	0.75 ± 0.02

Примечание. * — различия между контролем и опытом достоверны при уровне значимости $p < 0.05$; F_0 — постоянная, фоновая флуоресценция хлорофилла, адаптированного к темноте листа; F_m — максимальная флуоресценция хлорофилла, адаптированного к темноте листа; $F_v = F_m - F_0$ — разница между максимальной и постоянной флуоресценцией; F_v/F_0 — отношение переменной флуоресценции к постоянной флуоресценции; $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ — эффективность первичных процессов фотосинтеза, безразмерная энергетическая характеристика фотосинтеза, которая аналогична коэффициенту полезного действия, не зависит от видовой специфики организма (Krause, Weis, 1991).

пигментов повышалась. Изменения в пигментном комплексе были сильнее выражены у *R. rosea*. Учитывая эти эффекты, мы провели исследование индукции флуоресценции хлорофилла у неотделенных листьев в полевых условиях. Как видно из данных табл. 34, стрессированные растения не отличались существенно от контрольных по величине соотношения F_v/F_m , которая была близка к теоретически возможной (0.8). Это свидетельствует о нормальном функциональном состоянии фотосинтетического аппарата, и прежде всего ФС 2 (Maxwell, Johnson, 2000). Сходные результаты по влиянию засухи на суккулентные растения были представлены и другими авторами (Herrera et al., 2000).

В опыте № 2 растения *R. rosea* и *H. triphyllum* выкапывали в середине марта и пересаживали в сосуды, которые помещали в контролируемые условия: фотопериод — 12/12 ч и температура — 30/25 °С. Через 3 нед после отрастания молодых побегов растения разделили на два варианта: контроль и опыт (засуха). Через неделю после прекращения полива опытных растений проводили круглосуточный мониторинг CO_2 -газообме-

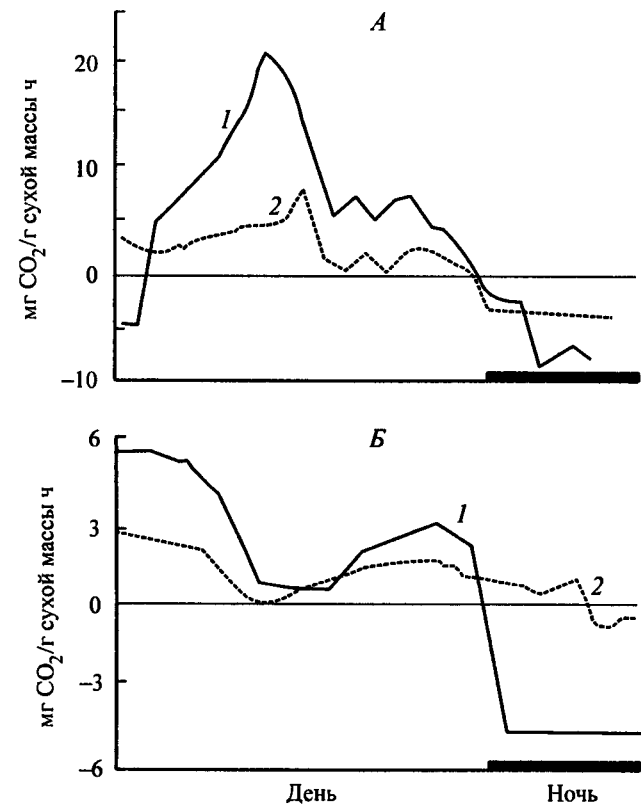


Рис. 58. Суточный ход газообмена листьев *Rhodiola rosea* (А) и *Hylotelephium triphyllum* (Б): 1 — контроль, 2 — засуха.

на. Как видно из данных на рис. 58, контрольные растения имели типичную для C_3 -видов суточную динамику CO_2 -газообмена. В дневные часы они ассимилировали CO_2 , после выключения света — выделяли CO_2 . В условиях засухи листья растений в дневные часы имели положительный газообмен. Однако скорость видимого фотосинтеза опытных растений *R. rosea* была примерно в 5 раз ниже, чем в контроле. У *H. triphyllum* засуха вызывала снижение скорости видимого фотосинтеза в 2 раза. После выключения света большую часть темного периода молодые побеги *H. triphyllum* поглощали CO_2 , но в конце ночи у них отмечали выделение CO_2 . Следовательно, в отличие от *R. rosea*, молодые побеги *H. triphyllum* под действием засухи проявляли способность к переходу на САМ-тип фотосинтеза.

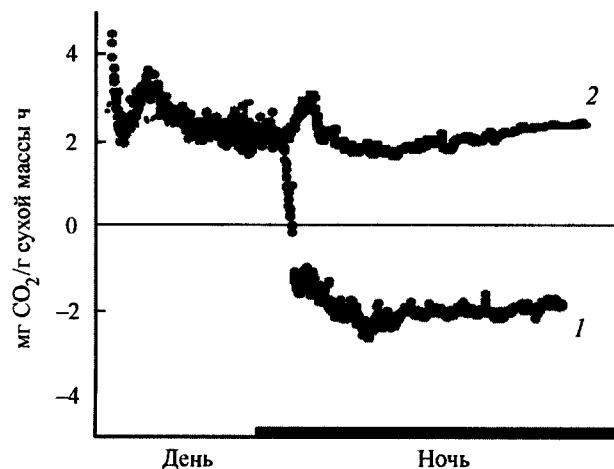


Рис. 59. Суточная динамика CO_2 -газообмена летне-зимнезеленых вегетативных побегов *Sedum acre*.

1 — контроль, 2 — засуха.

В опыте №3 исследовали способность *S. acre* индуцировать САМ-путь при действии засухи. Растения переносили с делянки в контролируемые условия (как в опыте №2); часть растений регулярно поливали (контроль), другие не поливали (засуха). Через 2 нед исследовали суточную динамику CO_2 -газообмена и определяли титруемую кислотность клеточного сока вегетативных побегов. На рис. 59 видно, что летне-зимнезеленые побеги контрольных растений имели типичный для C_3 -растений

Таблица 35

Кислотность клеточного сока побегов *S. acre*, мкэкв. H^+ /г сырой массы

Вариант	Летне-зимнезеленые побеги		Молодые вегетативные побеги	
	1	2	1	2
Контроль	41.26 ± 1.90	42.11 ± 1.43	49.36 ± 6.68	52.9 ± 0.15
Засуха	65.84 ± 2.7	63.89 ± 5.37	78.13 ± 6.78	$50.73 \pm 0.91^{**}$
Засоление	—	—	$68.56 \pm 3.60^*$	$64.4 \pm 3.58^{**}$

Примечание. * — различия между контролем и вариантами достоверны при уровне значимости $p < 0.05$; ** — различия между уровнем кислотности 1 и 2 достоверны при уровне значимости $p < 0.05$; 1 — уровень кислотности перед включением света, 2 — перед выключением света.

суточный ход CO_2 -газообмена: в дневные часы отмечали ассимиляцию CO_2 , после выключения света — выделение CO_2 . Засуха приводила к значительному закислению (по сравнению с контролем) клеточного сока (табл. 35). CO_2 -газообмен у опытных растений в течение суток был положительным, что указывает на круглосуточную ассимиляцию CO_2 .

В опыте №4 растения *S. acre* переносили с делянки в контролируемые условия в марте. У всех растений удаляли летне-зимнезеленые вегетативные побеги, чтобы индуцировать отрастание молодых побегов. Растения с молодыми побегами разделяли на три варианта: 1 — контроль, 2 — засуха (не поливали), 3 — засоление (однократно вносили NaCl из расчета 2.5 г/кг почвы и регулярно поливали). Титруемая кислотность клеточного сока у молодых побегов *S. acre* возрастала сильнее при засухе, чем при засолении (табл. 35). При этом в условиях засухи уровень титруемой кислотности перед включением света был достоверно выше, чем в конце светового периода. Суточные определения CO_2 -газообмена выявили, что у контрольных растений молодые побеги в дневные часы ассимилировали с интенсивностью около 2 мг/г сухой массы ч, после выключения света скорость видимого поглощения CO_2 резко снижалась (рис. 60). В темноте отмечали слабое выделение CO_2 . В варианте с засолением скорость поглощения CO_2 в дневные часы была значительно ниже, чем у контрольных растений, а в ночные часы

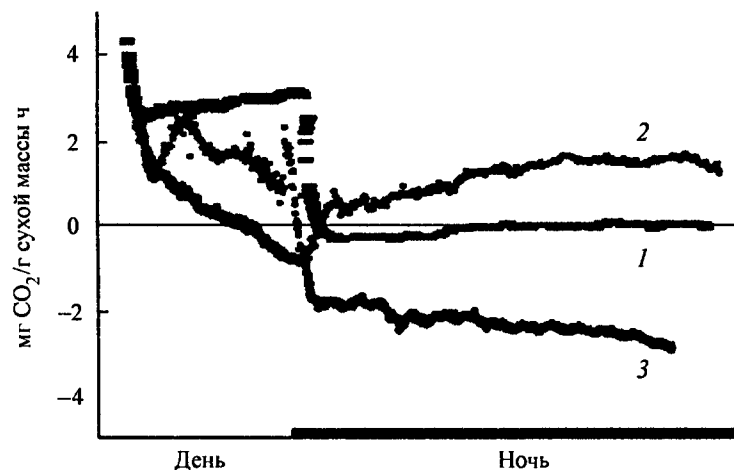


Рис. 60. Суточная динамика CO_2 -газообмена молодых вегетативных побегов *Sedum acre*.

1 — контроль, 2 — засуха, 3 — засоление.

регистрировали выделение CO_2 с интенсивностью, превышающей скорость видимого фотосинтеза, измеренную днем. В варианте с засухой в дневные часы скорость поглощения CO_2 побегов была ниже по сравнению с контролем, но выше, чем у растений при засолении. После выключения света в конце дня в первый момент отмечали повышение концентрации CO_2 в камере, а затем растения переходили на поглощение CO_2 . Следовательно, можно полагать, что молодые побеги *S. acre* в условиях засухи проявляли способность к САМ-фотосинтезу.

Таким образом, результаты исследований пигментного аппарата и CO_2 -газообмена толстянковых свидетельствуют о различной реакции растений на свето-температурные условия и водообеспечение. Среди исследованных видов наибольшей пластичностью пигментного аппарата отличался *H. triphyllum*, что позволяет растению занимать экотопы с различными условиями. Особую роль в приспособлении *H. triphyllum* к световому режиму играют антоцианы. Они поглощают УФ-радиацию и защищают клетки мезофилла и возможно выполняют сигнальные функции в процессе старения листа. Наименьшее накопление пигментов отмечено у *S. acre*, что отражает стресс-толерантную стратегию и медленный рост растений в природе. Сравнительно высокое содержание каротиноидов в листе *R. rosea* позволяет адаптироваться данному виду в горных и арктических условиях. Приспособление к пониженным температурам у *R. rosea* наиболее выражены на уровне функционального состояния фотосинтетического аппарата. Растения способны сдвигать оптимум фотосинтетических процессов, проявляют повышенную дыхательную активность, сохраняют высокую скорость транспорта электронов в ЭТЦ при низких температурах. В отличие от *R. rosea*, *H. triphyllum* и *S. acre*, напротив, расширяют оптимум ассимиляции CO_2 , сдвигают его вправо по температурной шкале и адаптируются к более высоким температурам. Изменение водного режима по-разному влияет на жизнедеятельность изученных растений. Экспериментально показано, что в условиях водного дефицита молодые побеги *H. triphyllum* и *S. acre* способны к переходу на САМ-тип метаболизма, растения *R. rosea* этого признака не проявляют.

Глава 5

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ НАКОПЛЕНИЯ ПРОДУКТОВ ВТОРИЧНОГО МЕТАБОЛИЗМА — САЛИДРОЗИДА И РОЗАВИНА В ДИКОРАСТУЩИХ И КУЛЬТИВИРУЕМЫХ РАСТЕНИЯХ RHODIOLA ROSEA

Изучение химического состава *R. rosea* имеет длительную историю и уже накоплен значительный объем фактического материала о компонентном составе фитомассы растений (Краснов, Саратиков, 2004). Наибольшее внимание исследователей привлекали продукты специализированного метаболизма, обуславливающие биологический эффект растительных препаратов. Установлено, что в растениях рода *Rhodiola* L. представлены все основные классы веществ специализированного обмена, прежде всего фенолы и терпены. Основными носителями биологической активности препаратов из экстрактивных веществ подземных органов *R. rosea* являются гликозиды коричневого спирта и тирозола (Соколов и др., 1985; Барнаулов и др., 1986). Количественное содержание салидрозидов и розавина используется как один из основных критериев оценки подлинности и качества лекарственного сырья (Государственная..., 1989).

Вместе с тем до сих пор не исследованы физиолого-биохимические основы накопления биологически активных веществ, связь первичных и вторичных биосинтезов, роль продуктов специализированного обмена в жизнедеятельности растений. В связи с этим важное значение для общей характеристики метаболизма имеет изучение азотного и углеводного статуса растений. Азот входит в состав основных биологических молекул, образующих структурную биомассу. Углеводы служат источником углеродных скелетов и энергии для биосинтезов.

Для биохимического изучения нами были отобраны образцы *R. rosea* в различных частях ареала: на Приполярном Урале в бассейне р. Кожим на высоте 200—900 м над ур. м., в северной части Горного Алтая (Курайский хр.) на высоте 2500—2800 м над ур. м., в северо-восточной части Малоземельской тундры (о. Чаячий, оз. Кузнецкое), на побережье Кольского п-ова (о-ва Жилой и Немецкий, вблизи поселка Дальние Зеленцы) и в Норвегии (морское побережье залива Варангер Фьёрден (Varanger

Fjorden)). Культивируемые растения (возраст около 10 лет), выращенные из семян, которые собраны на Приполярном Урале в бассейне р. Кожим, произрастали на делянках вблизи г. Сыктывкара (подзона средней тайги). Все растения находились в фазе цветения или начала плодоношения.

Азотный статус растений. Анализ элементного состава биомассы органов растений показал, что содержание углерода варьировало в узких пределах — от 40 до 47 % (табл. 36). При

Таблица 36

Содержание общего азота ($N_{\text{общ.}}$), углерода (C), белковых аминокислот (сумма АК) и азота белковых аминокислот ($N_{\text{АК}}$) в растениях *R. rosea* в период цветения—плодоношения, мг/г сухой массы

Части растения	$N_{\text{общ.}}$	C	C/N	Сумма АК	$N_{\text{АК}}$	$\frac{N_{\text{АК}}}{N_{\text{общ.}}} \cdot 100$
<i>Приполярный Урал</i>						
Лист	38.9 ± 2.2	455 ± 6	11.7	201 ± 35	27.7 ± 1.4	73
Стебель	14.3 ± 1.2	402 ± 2	28.1	68 ± 11	9.2 ± 0.7	62
Каудекс	5.1 ± 0.4	458 ± 7	89.9	20 ± 3	3.1 ± 0.3	59
Корень	6.0 ± 0.7	471 ± 5	78.3	23 ± 3	3.7 ± 0.4	62
<i>Кольский п-ов</i>						
Лист	17.8 ± 2.9	413 ± 6	23.2	80 ± 12	11 ± 1	62
Стебель	7.4 ± 1.6	409 ± 1	55.3	18 ± 3	2.4 ± 0.2	53
Каудекс	3.9 ± 0.3	451 ± 1	115.6	15 ± 2	2.1 ± 0.3	55
Корень	4.6 ± 0.9	466 ± 3	101.3	19 ± 3	2.7 ± 0.2	53
<i>Алтай</i>						
Лист	43.2 ± 1.7	414 ± 2	9.6	217 ± 37	29.5 ± 1.5	69
Стебель	25.5 ± 0.8	393 ± 4	15.4	100 ± 13	13.2 ± 0.8	52
Каудекс	8.1 ± 0.4	434 ± 2	53.6	34 ± 6	5.6 ± 0.5	62
Корень	8.4 ± 0.6	445 ± 5	53	33 ± 7	4.9 ± 0.5	58
<i>Норвегия</i>						
Каудекс	4.6 ± 0.1	436 ± 3	94.7	15 ± 2	2.0 ± 0.3	43
<i>г. Сыктывкар</i>						
Лист	26.0 ± 1.1	440 ± 7	16.9	140 ± 22	19.1 ± 1.1	71
Стебель	11.0 ± 1.0	409 ± 1	37.2	55 ± 10	7.4 ± 0.4	59
Каудекс	4.7 ± 0.4	442 ± 14	94.0	18 ± 3	2.6 ± 0.3	57
Корень	4.7 ± 0.5	467 ± 5	99.4	19 ± 3	2.6 ± 0.2	56

этом на долю C в биомассе корней приходилось 45—47 %, стеблей в среднем 40 %, листьев и каудекса — 42—44 %.

Концентрация азота варьировала в широком диапазоне в зависимости от части растения и местообитания. По содержанию азота органы растений располагались в следующем порядке: листья > стебли > корни > каудекс. Листья по содержанию азота превышали каудекс в 5—7 раз. Концентрация азота в стеблях была примерно в 2—2.5 раза меньше, чем в листьях. Корни мало отличались от каудекса по содержанию азота в единице сухой биомассы. Соответственно величина соотношения C/N была наименьшей у листьев. Каудекс превосходил листья по этому показателю в 5—10 раз. Высокий азотный статус листьев, как основного фотосинтезирующего органа *R. rosea*, отражает их функциональную и метаболическую активность. Имеется положительная связь между содержанием общего азота в надземных и подземных органах: чем больше азота содержится в листьях, тем выше его концентрация в каудексе и корнях (рис. 61).

Сравнение растений из различных частей ареала по содержанию азота показывает, что наибольшие концентрации этого элемента были в органах растений, произрастающих на Алтае, наименьшие — на Кольском п-ове (табл. 36). Культивируемые растения занимали промежуточное положение. Столь значительное варьирование концентрации азота, по-видимому, обу-

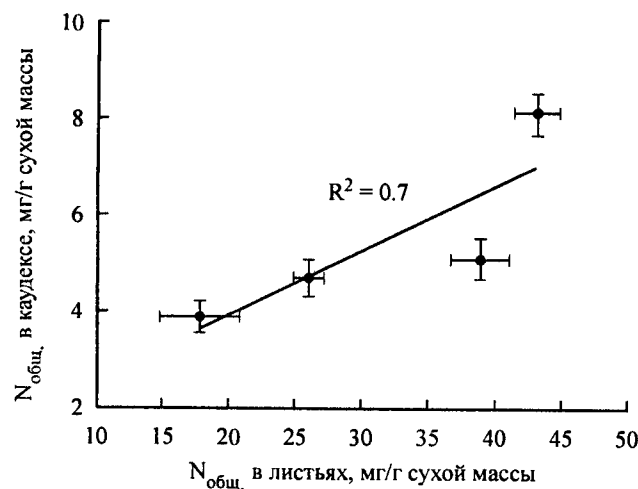


Рис. 61. Взаимосвязь содержания общего азота ($N_{\text{общ.}}$) в листьях и каудексе растений *Rhodiola rosea* в период цветения—плодоношения.

словлено несколькими причинами, среди них наиболее значимыми являются условия обитания и генотипические особенности особей.

Большая часть общего азота представлена азотом аминокислот белковой фракции (табл. 37, 38). Особенно это характерно для листьев. Доля азота белковых аминокислот в каудексе не ниже, а в ряде случаев выше, чем в стеблях, и варьирует в пределах 43—62 %. Для сравнения в листьях этот показатель составляет 62—73 %. По сумме белковых аминокислот листья существенно (в 6—10 раз) превосходят каудекс. Суммарная концентрация белковых аминокислот в каудексе и корнях примерно одинаковая.

Таблица 37

Содержание белковых аминокислот в надземных органах *R. rosea* в период цветения—плодоношения, мг/г сухой массы

Аминокислота	Лист				Стебель			
	1	2	3	4	1	2	3	4
Аспарагиновая	20.5	8.1	20.3	14.1	7.0	3.8	9.3	5.6
Треонин	10.3	4.1	9.9	6.9	3.3	1.8	4.0	2.5
Серин	9.4	3.9	8.9	6.6	3.5	2.0	4.2	2.7
Глутаминовая	24.1	9.0	31.8	16.0	8.9	4.3	16.8	6.7
Пролин	9.3	4.2	10.0	6.4	3.2	2.0	4.2	2.6
Глицин	11.2	4.6	11.7	8.3	3.6	1.9	4.7	3.0
Аланин	14.2	5.8	14.0	9.9	4.7	2.4	6.0	3.7
Цистин	Следы	Следы	Следы	Следы	Следы	Следы	Следы	Следы
Валин	16.4	5.2	13.1	8.9	4.2	2.2	5.6	3.7
Метионин	Следы	Следы	Следы	Следы	Следы	Следы	Следы	Следы
Изолейцин	6.0	4.2	10.0	7.0	3.4	2.0	5.7	2.4
Лейцин	19.8	8.2	20.1	13.6	7.4	3.4	6.7	5.1
Тирозин	15.1	5.1	17.4	9.3	4.3	2.6	12.0	4.9
Фенилаланин	11.2	4.9	12.6	8.6	3.6	1.8	4.7	2.5
Гистидин	4.9	1.9	6.0	3.1	1.5	0.7	1.9	1.1
Лизин	16.5	6.7	17.9	11.5	5.5	3.1	8.1	4.3
Аргинин	12.4	4.5	13.4	8.1	3.9	1.9	5.9	3.2
Сумма аминокислот	201.3	80.1	216.7	138.2	67.9	35.9	99.9	54.1

Примечание. 1 — растения Приполярного Урала; 2 — растения Кольского п-ова; 3 — алтайские растения; 4 — растения, культивируемые на опытных делянках (Сыктывкар); в таблице представлены среднеарифметические значения, стандартная ошибка средней не более 15 %.

Таблица 38

Содержание белковых аминокислот в подземных органах *R. rosea* в период цветения—начала плодоношения, мг/г сухой массы

Аминокислота	Каудекс					Корни			
	1	2	3	4	5	1	2	3	4
Аспарагиновая	2.0	1.7	2.8	2.0	1.5	2.1	2.1	3.2	2.0
Треонин	0.9	0.8	1.3	0.9	0.8	1.0	1.1	1.6	1.0
Серин	1.0	0.8	1.4	1.0	0.7	1.1	1.0	1.6	1.0
Глутаминовая	2.5	1.8	4.9	2.7	1.7	2.7	2.2	5.3	2.1
Пролин	0.9	0.7	1.5	0.9	0.8	1.1	0.8	1.5	1.0
Глицин	1.3	0.9	2.1	1.5	0.8	1.3	1.2	2.3	1.4
Аланин	1.2	0.9	1.8	1.3	0.8	1.3	1.2	1.9	1.2
Цистин	Следы	Следы	Следы	Следы	0.0	Следы	Следы	Следы	Следы
Валин	1.3	1.0	1.7	1.4	0.9	1.3	1.3	1.9	1.3
Метионин	Следы	Следы	Следы	Следы	0.0	Следы	Следы	Следы	Следы
Изолейцин	1.0	0.9	1.3	0.9	0.7	0.9	0.9	1.5	1.1
Лейцин	1.5	1.2	2.1	1.8	1.1	1.6	1.8	2.2	1.5
Тирозин	1.1	1.1	1.9	1.2	0.9	1.0	1.3	2.0	1.2
Фенилаланин	0.8	0.6	1.1	0.8	0.5	0.8	0.7	1.3	0.8
Гистидин	0.6	0.4	0.9	0.6	0.3	0.6	0.5	0.9	0.5
Лизин	1.9	1.3	2.5	1.8	0.7	2.0	1.5	2.7	1.6
Аргинин	2.2	0.9	6.4	2.0	0.9	4.0	1.3	5.3	1.1
Сумма аминокислот	20.1	15.2	33.6	20.8	13.1	22.7	18.9	30.9	18.9

Примечание. 1 — растения Приполярного Урала; 2 — растения Кольского п-ова; 3 — алтайские растения; 4 — растения, культивируемые на опытных делянках (Сыктывкар); 5 — норвежские растения; в таблице представлены среднеарифметические значения, стандартная ошибка средней не более 15 %.

Более 50 % от суммарного содержания аминокислот в составе белка надземных и подземных органов *R. rosea* приходится на моноаминомонокарбоновые и дикарбоновые аминокислоты. Доля основных аминокислот в надземных и подземных органах составляет 16 и 22 % соответственно. Около 10 % приходится на ароматические аминокислоты, примерно столько же на али-

**Влияние азотных удобрений на содержание пигментов
в листьях *R. rosea*, мг/г сухой массы**

Вариант	Хлорофиллы			Каротиноиды	Хлорофилл/ каротиноиды
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a + b</i>		
Контроль	3.03 ± 0.08	1.13 ± 0.08	4.16	1.23 ± 0.04	3.4
Опыт	4.70 ± 0.06	1.81 ± 0.06	6.51	1.77 ± 0.04	3.7

фатические оксиаминокислоты. Доля иминокислоты пролина, составляет 5—6 %. Серосодержащие аминокислоты — цистин и метионин обнаруживаются в незначительных количествах, их доля в составе белка не превышает 1 %.

Согласно имеющимся в литературе данным (Porsild, 1957), *R. rosea* относится к нитрофилам. Исследованиями на побережье Баренцева и Белого морей (Бреслина, 1977, 1979) показано, что растения хорошо растут и развиваются в местах гнездовий птиц, где почвенный субстрат богат минеральными веществами, и прежде всего азотом.

Результаты наших опытов по подкормке культивируемых растений минеральными удобрениями из расчета $N_{90}P_{45}K_{45}$ кг д. в./га указывают на способность *R. rosea* поглощать значительные количества азота (табл. 39). Установлено, что в надземных органах многократно возрастало содержание нитратного азота. Содержание нитрат-иона в листьях повышалось более чем в 5 раз, тогда как в корнях и каудексе его содержание увеличивалось в среднем на 30 %. Во всех органах содержание белковых аминокислот повышалось, но в неодинаковой степени: больше всего в каудексе (на 80 %), мень-

Таблица 39

Влияние подкормки минеральными удобрениями ($N_{90}P_{45}K_{45}$) на содержание общего азота ($N_{\text{общ.}}$), углерода (C), белковых аминокислот (сумма АК) и нитрат-иона (NO_3^-) в растениях *R. rosea* в период цветения—начала плодоношения, мг/г сухой массы

Часть растения	$N_{\text{общ.}}$	C	C/N	Сумма АК	$N_{\text{АК}}$, % от $N_{\text{общ.}}$	NO_3^-
Контроль						
Лист	31.4 ± 6.3	393 ± 12	12.5	133 ± 24	64	1.5 ± 0.1
Стебель	13.3 ± 2.9	414 ± 7	31.2	54 ± 11	55	1.8 ± 0.5
Каудекс	8.6 ± 1.1	430 ± 6	50.0	34 ± 6	63	0.8 ± 0.1
Корень	9.6 ± 1.9	451 ± 6	46.9	35 ± 6	44	0.8 ± 0.1
Опыт						
Лист	45.8 ± 3.8	353 ± 12	7.7	142 ± 30	44	8.5 ± 1.1*
Стебель	26.2 ± 2.5*	413 ± 8	15.7	96 ± 18	48	5.1 ± 0.7*
Каудекс	15.8 ± 1.1*	438 ± 3	27.7	62 ± 14	72	1.1 ± 0.2
Корень	14.7 ± 1.1	452 ± 9	30.7	53 ± 11	56	1.1 ± 0.2

Примечание. * — различия между контролем и опытом достоверны на уровне $p \leq 0.05$.

ше в листьях (на 10 %). Следовательно, поглощенный растениями азот не полностью включается в процессы метаболизма, а частично депонируется в виде нитрат-иона, причем в листьях этот процесс наиболее выражен.

Следует отметить, что внесение азотных удобрений существенно повлияло на пигментный комплекс растений: суммарное содержания хлорофиллов повысилось на 30 %, в основном за счет увеличения концентрации хлорофилла *a* (табл. 40). Это свидетельствует об усилении мощности фотосинтетического аппарата.

Таким образом, выявлена прямая связь между концентрацией азота в надземной и подземной части *R. rosea*, при этом листья существенно превышали каудекс и корни по содержанию азота в сухой биомассе. Азотный фонд растений зависел от снабжения азотом; внесение минеральных удобрений приводило к значительному повышению концентрации общего азота в листьях, преимущественно за счет накопления нитрата, в корнях и каудексе повышалась доля азота, включенного в белковые аминокислоты.

Углеводный статус растений. Данные о качественном и количественном составе углеводов в растениях *R. rosea* немногочисленны. В подземных органах идентифицированы глюкоза, фруктоза, сахароза и седогептулоза (Краснов и др., 1979). Содержание седогептулозы было вдвое меньше по сравнению с сахарозой (0.5 %), а сумма редуцирующих сахаров составляла около 2.3 % от сухой массы подземных органов. По данным (Багаутдинова и др., 2001), содержание фруктозы и низкомолекулярных фруктанов в подземных органах растений не превышает 3 %.

Хроматографический анализ показал, что неструктурные углеводы в надземных и подземных органах дикорастущих и культивируемых растений *R. rosea* представлены моно-, ди- и олигосахаридами. В экстрактивных веществах нами идентифицированы шесть сахаров: фруктоза, глюкоза, сахароза, мальтоза,

Таблица 41

Содержание растворимых углеводов в органах дикорастущих и культивируемых растений *R. rosea* в период цветения—начала плодоношения, мг/г сухой массы (данные 2004—2005 гг.)

Часть растения	Моно-сахариды	Ди-сахариды	Сумма углеводов	Моносахариды/дисахариды
<i>Приполярный Урал</i>				
Лист	62.1 ± 11.6	9.5 ± 2.8	71.6	5.9
Стебель	162.5 ± 16.2	5.7 ± 0.9	168.3	28.5
Каудекс	74.0 ± 6.9	7.8 ± 2.1	81.8	9.4
Корень	44.1 ± 1.31	12.2 ± 1.7	56.8	3.6
<i>Сыктывкар</i>				
Лист	50.5 ± 10.4	41.8 ± 3.8	92.3	1.2
Стебель	242.7 ± 27.8	64.3 ± 5.7	307	3.8
Каудекс	63.9 ± 7.9	13.8 ± 4.6	77.7	4.6
Корень	47.1 ± 9.4	8.6 ± 1.5	55.7	5.4

мелибиоза, раффиноза. В общем пуле углеводов преобладают моносахариды (табл. 41), подавляющая часть моносахаридов представлена глюкозой. Среди дисахаридов преобладает сахароза, мальтоза и мелибиоза содержатся в значительно меньших количествах. Олигосахариды представлены только одним углеводом — раффинозой. Раффиноза накапливается в незначительных количествах — не более 1.5 мг/г сухой массы.

Содержание суммы растворимых углеводов в органах растений в период цветения—начала плодоношения варьировало в пределах от 50 до 300 мг/г сухой массы. Надземные органы превышали подземные по концентрации сахаров. По содержанию углеводов органы растений располагались в следующем порядке: стебли > листья > каудекс > корни. Концентрация углеводов в стеблях была в 2—3 раза выше, чем в листьях, и в 2—5 раза выше, чем в каудексе и корнях. Столь высокое содержание растворимых сахаров в стеблях можно объяснить проводящей функцией этих органов. По-видимому, стебли служат также местом временного депонирования углеводов, запасая их в клетках паренхимы клеток первичной коры.

Сравнительный анализ распределения неструктурных углеводов в культивируемых растениях *R. rosea* выявил в фазу

Таблица 42

Содержание растворимых углеводов в надземных органах культивируемых растений *R. rosea* в фазу цветения, мг/г сухой массы (данные 2001 г.)

Часть растения	Моно-сахариды	Ди-сахариды	Олиго-сахариды	Сумма углеводов	Моно-сахариды/дисахариды
<i>Генеративный побег</i>					
Листья:					
верхние	46 ± 7	38 ± 5	6 ± 3	90	1.2
средние	37 ± 5	43 ± 6	2 ± 1	82	0.9
нижние	30 ± 6	35 ± 4	Следы	65	0.9
Стебель	152 ± 12	38 ± 4	5 ± 2	195	4
Соцветия	70 ± 8	26 ± 3	4 ± 3	100	2.7
<i>Вегетативный побег</i>					
Листья:					
верхние	43 ± 5	27 ± 3	3 ± 1	72	1.6
средние	105 ± 12	20 ± 11	Следы	125	5.3
нижние	91 ± 10	28 ± 3	»	119	3.3
Стебель	148 ± 13	39 ± 4	»	187	3.8

цветения градиент концентрации углеводов, направленный от основания генеративного побега к его верхушке (табл. 42). Репродуктивные органы (соцветия) аттрагируют продукты фотосинтеза, формируя восходящий поток органического углерода. В вегетативных побегах отмечены обратный градиент распределения сахаров. Отток ассимилированного вегетативными побегами углерода пополняет фонд углеводов в подземных органах, что необходимо для формирования почек возобновления, перезимовки и ранневесеннего отрастания побегов.

Подземные органы дикорастущих растений *R. rosea*, обитающих в различных условиях, отличались по содержанию неструктурных углеводов (рис. 62). Больше углеводов накапливали каудекс и корни растений, произрастающих на скалах и вдоль ручьев. У субальпийских растений корни содержали существенно меньше растворимых углеводов. По данным Ю. М. Фролова и И. И. Полетаевой (1998), растения субальпийских ценопопуляций отличались наибольшей генеративностью и семенной продуктивностью.

По накоплению неструктурных углеводов надземные органы культивируемых растений превосходили дикорастущие. В стеб-

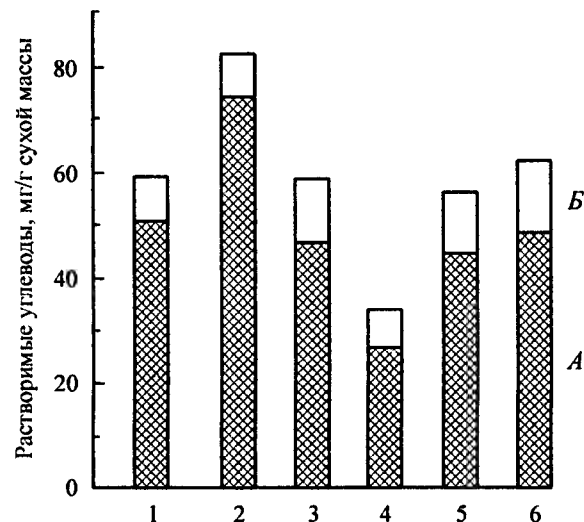


Рис. 62. Содержание растворимых углеводов в подземных органах *Rhodiola rosea* из различных экотопов на Приполярном Урале (период цветения—начала плодоношения).

А — моносахариды, Б — дисахариды; 1, 2, 3 — каудекс и 4, 5, 6 — корни растений из субальпийского, прируслового и наскального экотопов соответственно.

лях дикорастущих растений содержалось вдвое меньше углеводов, но в подземных органах различия были меньше (табл. 41).

О роли каудекса в системе донорно-акцепторных отношений растения свидетельствуют результаты изучения сезонных изменений содержания углеводов в подземной части *R. rosea*. Весной при отрастании побегов содержание растворимых углеводов в подземных органах было высоким (табл. 43). К фазе плодоношения их концентрация снижалась в 1.5—2 раза. В период созревания семян в минорных количествах в корнях и каудексе появляется олигосахарид раффиноза, но общее содержание углеводов остается низким. Накопление сахаров отмечено к концу вегетации: их количество повышалось в 4—5 раз как в каудексе, так и в корнях. Общий пул углеводов увеличивался в основном за счет моносахаридов (глюкоза и фруктоза). Концентрация дисахаридов повышалась в 1.5—2 раза. Содержание олигосахаридов раффинозы возросло в 4 раза, но его доля в общем фонде сахаров была незначительной (менее 1.5 %).

Таким образом, динамика углеводов в годичном цикле тесно связана с процессами роста и развития *R. rosea*, отражает

Таблица 43
Содержание растворимых углеводов в подземных органах культивируемых растений *R. rosea* в зависимости от фазы развития, мг/г сухой массы

Фаза (месяц)	Моносахариды		Дисахариды		Олигосахариды		Сумма сахаров		Моносахариды/дисахариды	
	каудекс	корень	каудекс	корень	каудекс	корень	каудекс	корень	каудекс	корень
Отрастание побегов (май)	90.3 ± 8.8	75.3 ± 21.9	15.4 ± 3.3	16.1 ± 4.9	Следы	Следы	106.2 ± 11.3	91.9 ± 24.4	5.9	4.7
Цветение—начало плодоношения (июнь)	63.9 ± 7.9	47.1 ± 9.4	13.8 ± 4.6	8.6 ± 1.5	Следы	Следы	77.7 ± 12.3	55.7 ± 10.5	4.6	5.5
Созревание семян (август)	18.5 ± 2.3	15.9 ± 2.1	14.2 ± 0.8	10.0 ± 0.6	0.4 ± 0.2	0.5 ± 0.1	33.0 ± 2.7	26.4 ± 2.5	1.3	1.6
Переход растений в состояние покоя (ноябрь)	125.1 ± 7.2	106.9 ± 6.3	20.4 ± 2.3	19.6 ± 2.2	1.5 ± 0.9	1.5 ± 0.4	146.8 ± 9.1	128 ± 5	6.1	5.4

экологическую стратегию и морфофункциональные особенности вида, сфокусированные в его жизненной форме.

Размеры фонда углеводов в растении в значительной степени зависят от поступления субстрата в процессе фотосинтеза и условий роста. Важная роль отводится световому режиму и обеспеченности растений минеральными элементами. Опыты с культивируемыми растениями *R. rosea* показали, что снижение освещенности на 40 % (от полного солнечной радиации) в период цветения—плодоношения приводило к достоверному повышению содержания неструктурных углеводов в каудексе (табл. 44). Подкормка растений микро- и макроэлементами не оказала какого-либо эффекта на накопление неструктурных углеводов. При этом обнаружено незначительное усиление синтеза полимеров клеточной стенки.

Таблица 44

Влияние минеральных элементов и затенения на биохимический состав каудекса *R. rosea*, мг/г сухой массы

Вариант опыта	Углеводы		
	фруктоза	глюкоза	сахароза
Контроль	19 ± 1	133 ± 8	20 ± 1
Макроэлементы*	20 ± 2	14 ± 7	23 ± 1
Микро- и макроэлементы**	21 ± 2	139 ± 6	21 ± 1
Притенение	31 ± 2***	224 ± 7***	34 ± 2***

Таблица 44 (продолжение)

Вариант опыта	Полимеры клеточной стенки		
	гемицеллюлоза	целлюлоза	лигнин
Контроль	166 ± 6	117 ± 4	192 ± 6
Макроэлементы*	177 ± 5	130 ± 6	211 ± 7
Микро- и макроэлементы**	170 ± 5	134 ± 5	217 ± 7*
Притенение	161 ± 4	128 ± 4	182 ± 7

Примечание. * — вносили нитроаммофос и аммиачную селитру в дозе $N_{90}P_{45}K_{45}$; ** — вносили водный раствор солей — $ZnSO_4$, $MgCl_2$, $CuCl_2$, $MnCl_2$ (2 ммоль/л) и $Ca(NO_3)_2$ (4 ммоль/л); *** — различия между контролем и опытом достоверны на уровне $p \leq 0.05$.

Положительный эффект затенения на накопление углеводов, по-видимому, обусловлен более благоприятными условиями, складывающимися для фотосинтеза растений под пологом. Снижение напряженности водного режима за счет уменьшения транспирации растений и испарения влаги с поверхности почвы, отсутствие полуденной депрессии нетто-ассимиляции имеют важное значение для вегетации в засушливый и теплый сезон. Средняя температура летнего периода 2005 г., когда проводились опыты, превышала среднюю многолетнюю величину на 1.9 °С, а осадков выпало на треть меньше среднеемноголетнего показателя. Затененные растения получали достаточное количество ФАР (на уровне радиации приспособления), чтобы активно ассимилировать CO_2 , тогда как у контрольных высокая освещенность, супероптимальные температуры и водный дефицит вызывали депрессию фотосинтеза (Далькэ, Головкин, 2001).

Положительный эффект притенения на рост и накопление растениями *R. rosea* биологически активных веществ отмечали Е. Ф. Ким (1976а, 1976б) и Е. Н. Гришина (1998), проводившие опыты на Алтае.

Накопление биологически активных веществ. Гликозиды коричневого спирта и тирозола (рис. 63) являются основными носителями биологической активности препаратов из экстрактивных веществ подземных органов *R. rosea*. От их содержания зависит качество лекарственного сырья.

Сведения о содержании салидрозидов и розавина в растениях *R. rosea* многочисленны и противоречивы. Исследователи до сих пор не пришли к единому мнению о локализации и активности биосинтеза этих веществ, характере сезонных изменений и вариативности содержания гликозидов у дикорастущих и культивируемых растений. По данным ряда авторов (Ким, 1976; Тихомиров и др., 2002), салидрозид содержится как в подземных, так и в надземных органах *R. rosea*. Причем содержание этого гликозида в сухой массе листьев и стеблей оценивается как довольно высокое (до 0.93 %) (Рыбакова, 2003).

Для качественного и количественного определения салидрозидов и розавина в экстрактивных веществах подземных органов растений рода *Rhodiola* предложен целый ряд аналитических методик, основанных на тонкослойной хроматографии, спектрофотометрии, высокоэффективной жидкостной хроматографии, газожидкостной хроматографии, капиллярном электрофорезе (Краснов и др., 1979; Wang et al., 1992; An et al., 1998; Kang et al., 1998; Linh et al., 2000; Cui et al., 2003; Tolonen, 2003).

Усовершенствованная нами методика количественного определения гликозидов коричневого спирта и тирозола с помощью

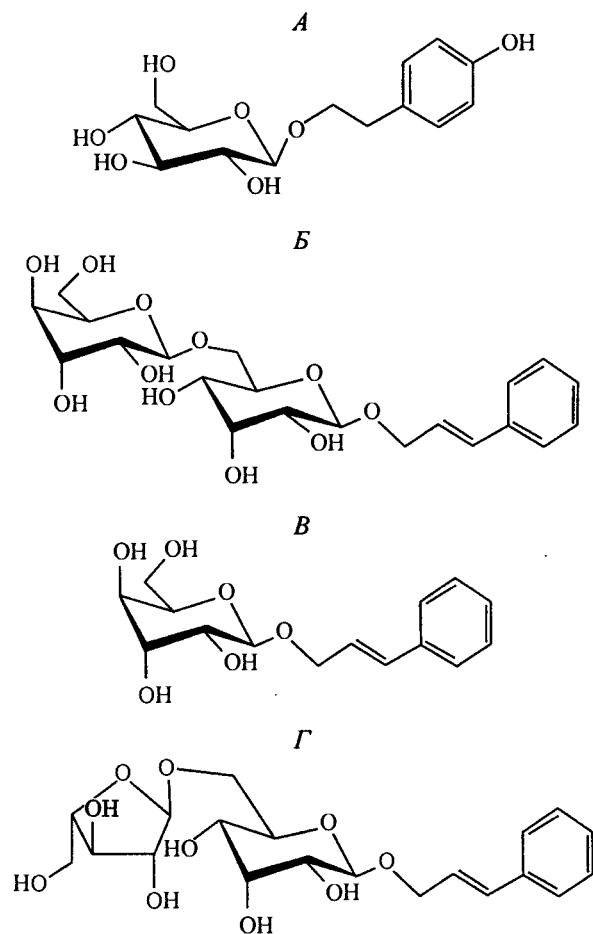


Рис. 63. Гликозиды коричного спирта и тирозола.
 А — салидрозид, Б — розавин, В — розин, Г — розарин.

ВЭЖХ (Захожий, 2004) позволила оценить содержание салидрозида и розавина в органах дикорастущих и культивируемых растений *R. rosea* (рис. 64). Наличие гликозидов выявлено только в корнях и каудексе, в надземной части (стебли, листья, соцветия, семена) они не обнаружены.

Сравнительный анализ дикорастущих и культивируемых растений *R. rosea* показал, что в период цветения—начала плодоношения у всех исследованных образцов каудекс превосходил корни по накоплению гликозидов (табл. 45). Содержание суммы гликозидов в зависимости от образца варьировало от 26 до

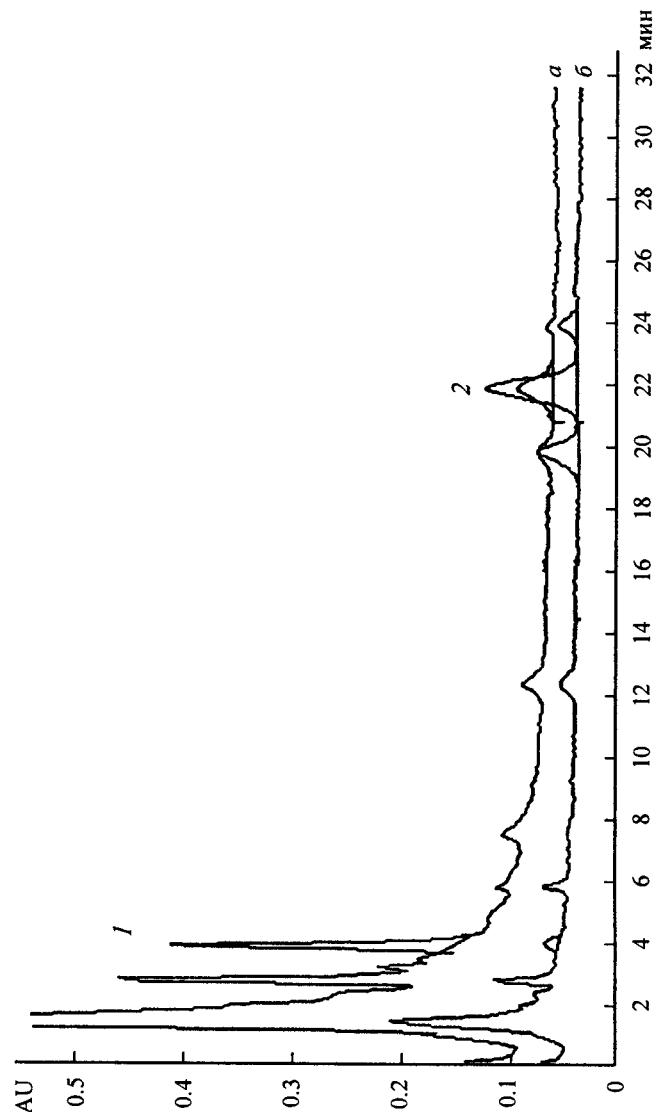


Рис. 64. Хромограмма экстрактивных веществ из каудекса *Rhodiola rosea*.

1 — салидрозид, 2 — розавин. По оси абсцисс — время ВЭЖХ анализа, мин; по оси ординат — оптическая плотность (AU) при 220 нм (а) и при 254 нм (б).

Таблица 45

**Содержание салидрозид и розавина в подземных органах
дикорастущих и культивируемых растений *R. rosea*,
мг/г сухой массы**

Образец	Салидрозид		Розавин		Сумма гликозидов	
	каудекс	корень	каудекс	корень	каудекс	корень
1	15.6 ± 3.6	5.9 ± 2.3	31.7 ± 1.3	14.8 ± 4.9	47.3	20.7
2	15.4 ± 1.4	4.7 ± 1.2	22.5 ± 3.4	17.3 ± 3.7	37.9	22.0
3	19.7 ± 1.6	9.5 ± 0.5	18.4 ± 1.8	8.6 ± 0.2	38.1	18.1
4	8.9 ± 1.5	7.1 ± 2.5	17.6 ± 3.0	8.1 ± 1.8	26.5	15.2
5	10.5 ± 1.7	9.9 ± 0.3	25.0 ± 1.9	14.9 ± 0.9	35.5	24.8
6	13.5 ± 2.2	7.6 ± 0.6	12.8 ± 1.2	7.4 ± 0.8	26.3	15.0
7	13.3 ± 2.1	—	14.8 ± 2	—	28.1	—
8	19.9 ± 1.5	—	9.8 ± 0.7	—	29.7	—
9	11.9 ± 4.1	2.2 ± 2.2	24.0 ± 5.4	16.5 ± 3.9	35.9	18.7

Примечание. 1, 2, 3 — растения Приполярного Урала с субальпийского, прируслового и наскального экотопов соответственно; 4 и 5 — алтайские растения из горной тундры и альпийского луга; 6 — растения Кольского п-ова из островного экотопа; 7 — растения Малоземельской тундры из островного экотопа; 8 — растения наскального экотопа из Норвегии (побережье Баренцева моря, залив Варангер Фьёрден (Varanger Fjorden)); 9 — растения, культивируемые на опытных делянках (Сыктывкар). Прочерк означает, что измерения не проводились.

47 мг/г сухой массы в каудексе и от 15 до 25 мг/г сухой массы в корнях.

Растения из различных мест произрастания существенно отличались по накоплению гликозидов коричневого спирта и тирозола. Содержание салидрозид в каудексе растений варьировало от 9 до 20 мг/г сухой массы. Наибольшим накоплением этого гликозида характеризовались норвежские растения, произрастающие на скалах побережья Баренцева моря, а также уральские растения, которые росли на обнажениях коренных пород с незначительным слоем почвы. Растения из субальпийского и прируслового экотопов на Приполярном Урале накапливали меньше салидрозид. Минимальное содержание салидрозид выявлено в алтайских растениях.

Растения из различных частей ареала существенно отличались и по накоплению розавина. Наибольшее содержание гликозида (до 30 мг/г) было выявлено в каудексе растений, растущих

на альпийских и субальпийских лугах Горного Алтая, а также на Приполярном Урале, наименьшее (10—12 мг/г) — в растениях, произрастающих на островах и побережье Баренцева моря. Растения *R. rosea*, культивируемые в условиях коллекционного питомника, характеризовались относительно высоким уровнем накопления гликозидов и в ряде случаев превосходили дикорастущие как по содержанию отдельных гликозидов, так и по их сумме.

Согласно данным ряда авторов, содержание салидрозид в сухой массе подземных органов *R. rosea* варьирует в узких пределах: 0.72—1.0 % (Ким, 1976а), 0.5—1 (Ким, 1976б), 0.63—0.97 (Казаринова, 1977) и 0.73—1.2 % (Ревина и др., 1976). Однако в работах других исследователей приводятся данные о более значительном варьировании растений по этому признаку: 0.2—1.5 % (Суров и др., 1981), 0.8—1.5 (Саратиков, Краснов, 1987), 0.35—1.20 % (Некратова и др., 1992).

Анализ полученных нами данных свидетельствует о том, что особи в одном ценозе могут существенно отличаться по накоплению гликозидов коричневого спирта и тирозола (табл. 46). Наи-

Таблица 46

**Вариабельность содержания гликозидов коричневого спирта
и тирозола в образцах каудекса *R. rosea*
из различных местобитаний, мг/г сухой массы**

Образец	Салидрозид			Розавин		
	lim min—max	M ± m	C _v , %	lim min—max	M ± m	C _v , %
1	5.2—26.3	15.8 ± 2.3	56	9.2—34.8	24.4 ± 3.0	41
2	4.8—15.2	9.7 ± 1.2	39	8.7—30.0	21.3 ± 2.3	34
3	6.5—24.5	13.5 ± 2.1	60	6.9—18.4	12.8 ± 1.2	35
4	3.5—18.2	13.3 ± 2.1	39	0.9—23.0	14.8 ± 2.0	33
5	16.3—24.4	19.9 ± 1.5	17	8.2—11.6	9.8 ± 0.7	16
6	6.4—19.5	11.9 ± 4.1	59	17.5—33.8	24.0 ± 5.4	39
7	3.5—26.3	14.6 ± 1.5	57	6.9—34.8	18.9 ± 1.8	54

Примечание. 1 — растения Приполярного Урала с субальпийского, прируслового и наскального экотопов; 2 — алтайские растения из горной тундры и альпийского луга; 3 — растения Кольского п-ова из островного экотопа; 4 — растения Малоземельской тундры из островного экотопа; 5 — растения наскального экотопа из Норвегии (побережье Баренцева моря, залив Варангер Фьёрден (Varanger Fjorden)); 6 — растения, культивируемые на опытных делянках (Сыктывкар); 7 — все изученные растения.

более высокой вариабельностью по содержанию гликозидов характеризовались растения из мест естественного произрастания на Приполярном Урале и Кольском п-ове. Растения, отобранные в Норвегии и на Алтае, значительно меньше варьировали по накоплению биологически активных веществ. Обращает на себя внимание высокая изменчивость накопления салидрозидов и розавина в культивируемых растениях. По всей видимости, растения в условиях питомника сохраняют не только способность синтезировать и накапливать гликозиды, но и не утрачивают индивидуальных особенностей, связанных с интенсивностью вторичного метаболизма.

Сезонная динамика содержания салидрозидов в подземных органах была изучена у дикорастущих и культивируемых растений. Полученные в этих исследованиях результаты носят достаточно противоречивый характер. Согласно данным (Ким, 1976а, 1976б; Казаринова и др., 1977; Суров и др., 1981), у *R. rosea* на Алтае (хребты Семинский и Холзун) в начале вегетации наблюдали повышенное содержание гликозида (0.80—0.94 % от сухой массы), затем небольшое снижение во время бутонизации (0.68—0.74 %) и новый подъем в период цветения—начала плодоношения (0.9—1.0 %). К концу вегетации концентрация салидрозидов заметно снижалась. В работе Н. А. Некратовой с соавт. (1992) у растений, обитающих в районе Коргонского хребта, выявлена сезонная динамика содержания салидрозидов с максимумами в фазу цветения (1.12—1.42 % от сухой массы) и период осенней вегетации (1.14—1.53 %). В культивируемых в Подмоскowie и Самарской обл. растениях *R. rosea* содержание салидрозидов и розавина достигало максимума в фазу цветения (0.8 и 3.2 % соответственно) и оставалось высоким после завершения растениями активной вегетации (0.8 и 2.7 %) (Кириянов и др., 1989; Куркин и др., 1995).

Проведенные нами исследования сезонной динамики накопления гликозидов коричневого спирта и тирозола в культивируемых растениях выявили, что, в каудексе содержание гликозидов выше, чем в корнях (рис. 65). В целом подземные органы содержали больше розавина, чем салидрозидов. Содержание салидрозидов в каудексе и корнях было значительно выше в начале вегетации и после завершения вегетационного периода. Во время цветения и плодоношения концентрация салидрозидов снижалась в каудексе в 1.7 раза, а в корнях — в 2.5 раза. Содержание розавина в каудексе и корнях в течение сезона варьировало существенно меньше, оставаясь на сравнительно высоком уровне.

Обращает на себя внимание сходство динамики изменения содержания неструктурных углеводов и салидрозидов в под-

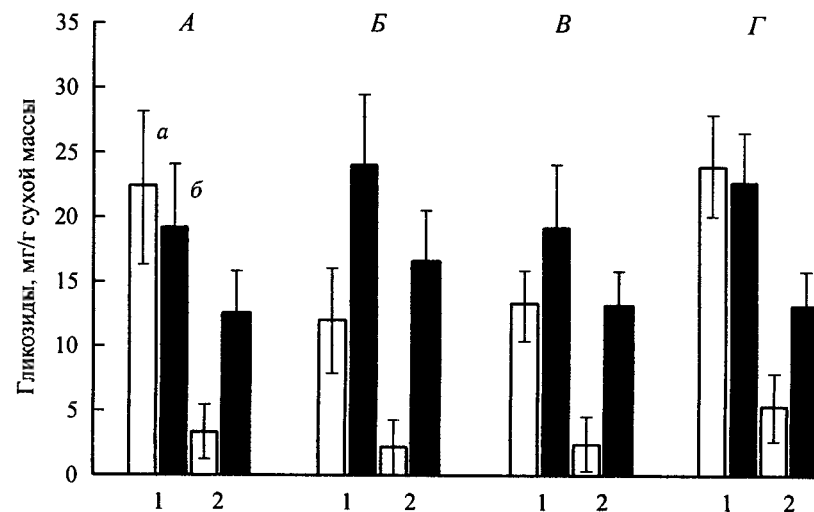


Рис. 65. Динамика содержания гликозидов (а — салидрозид, б — розавин) в подземных органах культивируемых растений *Rhodiola rosea*.

1 — каудекс, 2 — корни; А — весеннее отрастание побегов, Б — цветение — начало плодоношения, В — созревание семян, Г — переход растений в состояние покоя.

земных органах растений. Как уже отмечалось, ранней весной (начало отрастания побегов) в подземных органах выявлено относительно высокое содержание углеводов; их уровень заметно уменьшался в период активной вегетации и достигал минимума к созреванию семян (табл. 43). В конце вегетационного периода, когда растения переходят в состояние покоя, содержание сахаров резко возрастало, достигая максимальных величин. Изменения содержания салидрозидов носили такой же характер: с минимумом в период созревания семян и максимумом при переходе растений в состояние покоя. Регрессионный анализ (рис. 66) свидетельствует о тесной связи между содержанием сахаров и салидрозидов в каудексе и корнях растений.

Тот факт, что минимум накопления салидрозидов совпадал по времени с уменьшением фонда растворимых углеводов, и оба события отмечались в период цветения—плодоношения, свидетельствует о роли донорно-акцепторных отношений в регуляции вторичных биосинтезов на уровне целостного растения. В период репродуктивного развития формирующиеся семена занимают ведущее положение в иерархии акцепторов углерода, что подтверждают ранее полученные данные (Далькэ, Головкин, 2005).

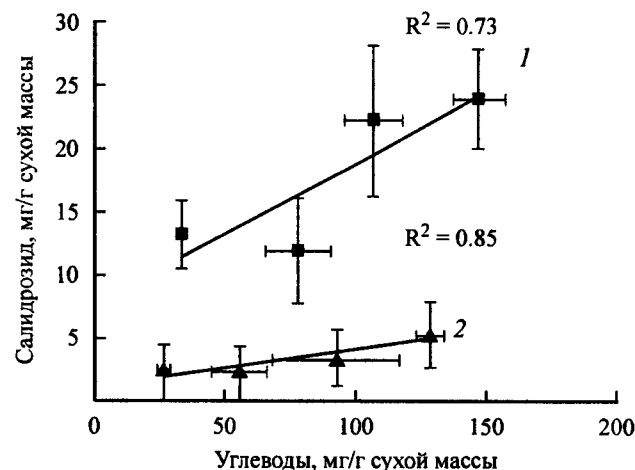


Рис. 66. Взаимосвязь содержания неструктурных углеводов и салидрозид в подземных органах культивируемых растений *Rhodiola rosea*. 1 — каудекс, 2 — корни.

На тесную связь между содержанием растворимых углеводов и накоплением салидрозид указывают и результаты опытов по влиянию различных приемов выращивания на накопление биологически активных веществ (табл. 47). При затенении растений увеличивалось не только содержание растворимых углеводов в

Таблица 47

Влияние минеральных элементов и затенения на содержание салидрозид и розавина в каудексе культивируемых растений *R. rosea*, мг/г сухой массы

Вариант	Салидрозид	Розавин	Сумма гликозидов	Розавин/салидрозид
Контроль	10.1 ± 0.7	13.8 ± 1.1	23.9	1.4
Макроэлементы*	8.0 ± 1.1	19.2 ± 2.4	27.2	2.4
Микро- и макро-элементы**	9.0 ± 2.1	19.7 ± 2.1***	28.7	2.2
Затенение	22.2 ± 3.4***	18.1 ± 2.7	40.3	0.8

Примечание. * — вносили нитроаммофос и аммиачную селитру в дозе $N_{90}P_{45}K_{45}$; ** — вносили водный раствор солей — $ZnSO_4$, $MgCl_2$, $CuCl_2$, $MnCl_2$ (2 ммоль/л) и $Ca(NO_3)_2$ (4 ммоль/л); *** — различия между контролем и опытом достоверны на уровне $p \leq 0.05$.

каудексе (см. табл. 44), но и накопление салидрозид в нем. На фоне выраженных изменений фонда растворимых сахаров содержание розавина — гликозида коричневого спирта, в корнях и каудексе изменялось незначительно. По-видимому, высокий уровень содержания углеводов не является решающим условием для образования розавина. Синтез розавина контролируется другими факторами, например распределением фонда фенилаланина (метаболического предшественника розавина) между синтезом белков и вторичных метаболитов или активностью ферментативных систем, ответственных за синтез этой аминокислоты и ее дальнейший метаболизм.

Внесение в почву макро- и микроэлементов приводило к повышению содержания лигнина в каудексе растений (табл. 44). Непосредственными мономерными предшественниками в биосинтезе лигнина являются оксикоричные спирты, образующиеся из транскоричной кислоты — продукта дезаминирования фенилаланина. По всей видимости, подкормка растений микро- и макроэлементами приводит к увеличению количества, доступного для дезаминирования фенилаланина, и, следовательно, увеличению образующейся из него коричной кислоты. Дальнейший метаболизм коричной кислоты приводит к образованию широкого круга химических соединений, содержащих в своем составе фенилпропаноидный (C_6-C_3 -) фрагмент.

Внесение в почву минеральных удобрений, по крайней мере в дозе $N_{90}P_{45}K_{45}$, не вызывает достоверных изменений в накоплении гликозидов коричневого спирта и тирозола в каудексе растений (табл. 47). Эти результаты согласуются с данными, полученными при изучении влияния минеральных удобрений и элементного состава почвы на содержание салидрозид в растениях *R. rosea* и *R. sachalinensis* (Ким, 1998; Елсаков, Горелова, 1999). Проведенный нами (Захожий, 2006) анализ связи содержания азота и гликозидов коричневого спирта и тирозола в подземных органах *R. rosea* также не выявил корреляции между этими показателями (рис. 67). По-видимому, количество доступных для растений азота, фосфора и калия не является ключевым фактором, влияющим на накопление салидрозид и розавина. В то же время подкормка минеральными удобрениями может оказаться полезным приемом при культивировании *R. rosea*, так как увеличение доступности этих элементов приводит к интенсификации роста, накоплению большей биомассы (Елсаков, Горелова, 1999), а следовательно повышает выход лекарственного сырья с единицы площади.

Продуктивность вторичных биосинтезов. Для оценки продуктивности специализированного метаболизма — суммарного выхода биологически активных веществ в расчете на рас-

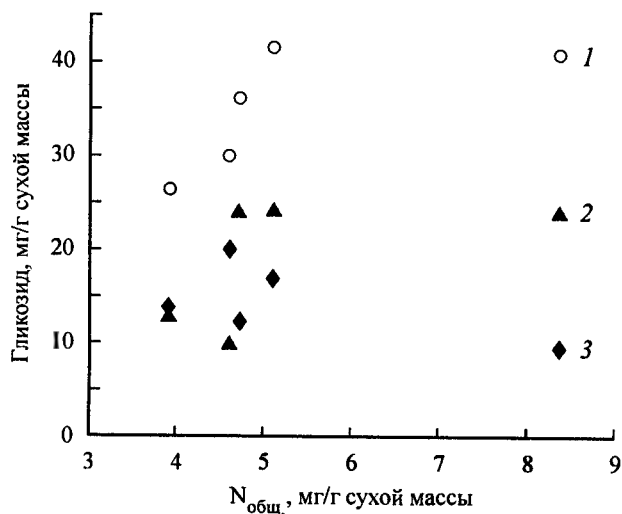


Рис. 67. Взаимосвязь содержания общего азота и гликозидов в каудексе растений *Rhodiola rosea* L. из разных мест произрастания. 1 — сумма гликозидов, 2 — розавин, 3 — салидрозид.

тение необходимо рассмотреть накопление и распределение биомассы по органам.

Генеративно зрелые растения *R. rosea* из природных местообитаний не различались существенно по биомассе. Сырая биомасса целого растения варьировала в пределах 70—100 г (табл. 48). Культивируемые растения по этому показателю на порядок превосходили дикорастущие особи. Большая доля биомассы культивируемых и дикорастущих растений сосредоточена в подземной части. На долю корней и каудекса приходится около 80 % биомассы целого растения (рис. 68). Доля каудекса в биомассе подземных органов составляла от 60 до 90 %. Несмотря на существенную разницу в количестве побегов и массе органов, культивируемые и дикорастущие растения практически не отличались по величине соотношения масс подземных и надземных органов.

По оводненности надземная часть растений существенно превосходит подземную. Максимальной оводненностью (около 90 %) характеризуются листья растений, минимальной — каудекс. Содержание сухого вещества в корнях составляет около 20 %, а в каудексе варьирует от 20 до 27 %. В целом содержание сухого вещества в подземной части вдвое выше, чем в надземной.

Распределение вещества по органам отражает донорно-акцепторные связи. Основными акцепторами ассимилированного

Сырая масса растения *R. rosea* в период цветения—плодоношения, г

Показатель	Приполярный Урал		Кольский п-ов	Сыктывкар
	1	2		
Надземные органы	28.9 ± 5.05	30.6 ± 5.1	35.5 ± 9.4	291.3 ± 21.9
Каудекс	35.6 ± 3.7	48.8 ± 8.6	40.1 ± 10.5	334.3 ± 57.5
Корень	4.6 ± 1.5	4.3 ± 0.8	18.4 ± 5.2	108.8 ± 12.6
Подземные органы	40.2 ± 4.9	53.1 ± 9.1	58.5 ± 14.9	443.1 ± 67.1
Целое растение	69.1 ± 9.8	83.7 ± 11.5	94.0 ± 24.0	737.4 ± 74.8
Соотношение органов:				
подземные/надземные	1.4	1.7	1.6	1.5
каудекс/корни	7.7	11.4	2.2	3.1

Примечание. 1 и 2 — прирусловый и субальпийский экотопы.

в процессе фотосинтеза углерода у травянистых растений являются репродуктивные и запасающие органы. Как видно из приведенных выше данных, у *R. rosea* мощной акцептирующей частью является каудекс, где происходит запасаение биомассы и веществ, необходимых для формирования и роста почек возобновления, отрастания побегов. По массе каудекс существенно превосходил другие органы, в нем сосредоточивается около 60 % сухой массы растения. Важно отметить, что независимо от общей массы растения, соотношение подземные органы/надземные органы практически не изменяется. Величина соотношения масс подземных и надземных органов мало зависит от условий среды и имеет близкие значения для растений из географически удаленных мест обитания. Этот генетически закрепленный признак (не меняется даже при перенесении растений в культуру) отражает экологическую стратегию вида. *R. rosea* относится к стресс-толерантам, которым свойственны медленный рост и образование запасающих органов. Формирование мощного каудекса позволяет виду выживать в неблагоприятных почвенно-климатических условиях, характерных для его современного природного ареала.

Накопление биомассы и продуктивность вторичного метаболизма *R. rosea*

Образец	Сухая масса, г/растение		Салидрозид, мг/г сухой массы		Розавин, мг/г сухой массы		Накопление гликозидов, г/растение	
	каудекс	корни	каудекс	корни	каудекс	корни	салидрозид	розавин
1	8.2	0.8	15.6	5.9	31.7	14.8	0.13	0.27
2	6.8	0.9	15.4	4.7	22.5	17.3	0.11	0.17
3	10.9	4.6	13.5	7.6	12.8	7.4	0.18	0.17
4	14.9	9.6	8.9	7.1	17.6	8.1	0.2	0.35
5	—	—	11.9	2.2	24	12.9	0.86	2.02
6	72.2	21.9	24.0	5.3	22.7	13.1	2.18	2.28

Примечание. 1, 2 — растения Приполярного Урала с субальпийского и прируслового экотопов соответственно; 3 — растения Кольского п-ова из островного экотопа; 4 — алтайские растения из горной тундры и альпийского луга; 5, 6 — растения, культивируемые на опытных деланках (Сыктывкар) в периоды цветения—начало плодоношения и переход в состояние покоя соответственно. Прочерк означает, что данных нет.

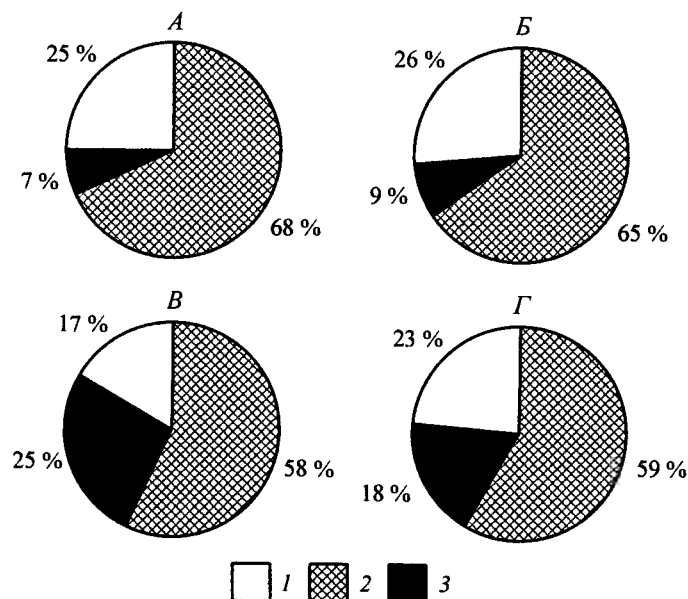


Рис. 68. Распределение сухой биомассы по органам *Rhodiola rosea*.

А, Б — растения Приполярного Урала из субальпийского и прируслового экотопов соответственно; В — растения из островного экотопа на Кольском п-ове; Г — культивируемые растения; 1 — надземные органы, 2 — каудекс, 3 — корни.

Оценка продуктивности вторичного метаболизма *R. rosea* выявила, что наибольший выход гликозидов давали культивируемые растения (табл. 49). Растения из мест естественного произрастания накапливали на порядок меньшие количества биологически активных веществ. Большая продуктивность культивируемых растений по сравнению с дикорастущими обусловлена в первую очередь значительным увеличением их массы.

Локализация и возможная биологическая роль гликозидов коричневого спирта и тирозола. Локализация вторичных метаболитов в органах и тканях тесно связана с их ролью для растений. Фенольные соединения защищают растения от фитофагов (Harborne, Mabry, 1982; Запрометов, 1993; Konga et al., 2003), участвуют в защите фотосинтетического аппарата и генома от воздействия УФ-радиации (Teramuga, 1983; Murphy et al., 1997; Liansen, White, 1998; Загоскина и др., 2003; Dennis et al., 2004; Ебрахим, 2005). Наши исследования показали, что салидрозид и розавин локализуются в подземной части *R. rosea* — корнях и каудексе. Одной из возможных функций

данных веществ может являться их участие в образовании лигнина и суберина. Салидрозид и его агликон тирозол могут вступать в процессы конденсации с другими фенольными соединениями, молекулами целлюлозных и гемицеллюлозных волокон. При нарушении целостности клеточной стенки розавин быстро гидролизует (Куркин, 1996) с образованием углеводного остатка и коричневого спирта — активного предшественника *n*-кумарового, кониферилового, синапового спиртов и соответствующих им фенолоксилов. Указанные продукты могут активно вовлекаться в синтез лигнинов в реакциях окислительной полимеризации. Коричневый спирт и продукты его окисления участвуют в процессе создания трехмерной структуры лигнина (Запрометов, 1993). Это имеет важное значение при вегетативном размножении *R. rosea* путем разламывания или партикуляции корневища, что часто наблюдается в природных условиях.

Природные условия в местах произрастания *R. rosea* отличаются суровым климатом. В течение вегетационного периода растения претерпевают значительные сезонные и суточные перепады температуры, в условиях высокогорий испытывают воздействие жесткого УФ-излучения. Известно, что производные тирозола и коричневого спирта проявляют антиоксидантные свой-

ства (Сторожок и др., 2002; Ишмуратова, 2006). Это означает, что салидрозид и розавин могут участвовать в процессах детоксикации активных форм кислорода, образующихся при действии биотических и абиотических стрессоров, а следовательно, играют важную роль в адаптации растений к неблагоприятным условиям произрастания. Другой функцией этих веществ может являться защита растения от патогенов и фитофагов (Landtag et al., 2002). За время проведения исследований культивируемых и дикорастущих растений *R. rosea* нами не были отмечены повреждения подземных органов насекомыми или животными.

К возможным функциям гликозидов коричневого спирта и тирозола следует отнести и экорегуляторную. Согласно нашим наблюдениям и данным Ю. М. Фролова и И. И. Полетаевой (1998), а также М. И. Ишмуратовой (2006), в местах естественного произрастания возобновление *R. rosea* и *R. iremelica* не происходит на почвенных субстратах, содержащих отмершие остатки корней и каудекса, в которых сохраняется довольно высокое содержание салидрозида (Некратова и др., 1992). Вероятно, что эти вещества определяют фитогенное поле растений (Ишмуратова, 2006). Однако данный вопрос требует дальнейших исследований.

Суммируя сказанное, логично заключить, что гликозиды коричневого спирта и тирозола выполняют в растениях не какую-либо одну, строго определенную функцию, а являются полифункциональными соединениями.

Завершая данную главу, следует отметить, что *R. rosea* является охраняемым растением, и заготовка лекарственного сырья в природных местообитаниях наносит непоправимый ущерб ценопопуляциям данного вида. Введение *R. rosea* в культуру позволяет без ущерба для вида в сравнительно короткие сроки получать значительные количества растительного сырья с высоким содержанием биологически активных веществ. Ценным исходным материалом для введения вида в культуру являются растения уральских ценопопуляций, сохраняющие способность накапливать значительное количество БАВ при культивировании.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В процессе эволюции большинство видов сем. Crassulaceae адаптировались к произрастанию в аридных условиях, в местообитаниях с высокой температурой и освещенностью. Для предотвращения повреждений фотосинтетического аппарата от высокой инсоляции на листьях образуется толстая кутикула, уменьшаются размеры хлоропластов. Для перенесения засушливого периода появляется водозапасающая ткань. Редукция листовой поверхности уменьшает транспирационные потери воды. Выработался особый тип фиксации CO₂—САМ, позволяющий экономно использовать воду в процессе фотосинтеза.

На европейском Северо-Востоке к наиболее часто встречаемым видам сем. Crassulaceae относятся *Hylotelephium triphyllum*, *Rhodiola rosea* и *Sedum acre*. Считается, что род *Hylotelephium* является родоначальником родов *Rhodiola* и *Sedum*. В процессе расселения в третичном периоде предковых форм рода *Hylotelephium* по территории Евразии произошло обособление рода *Sedum* и *Rhodiola*. Обособление рода *Sedum* происходило при продвижении в зоны с сухим климатом (Малая Азия, Средиземноморье). Сформировался высокоспециализированный тип листа с наличием водозапасающей ткани, роль листа в фотосинтетических процессах уменьшалась, низкая скорость метаболизма привела к нанизму и микрофиллии растений. Обособление рода *Rhodiola* происходило при проникновении предковых форм рода *Hylotelephium* в условия высокогорий (Гималаи), что привело к формированию листа с дифференцированным на палисадную и губчатую ткани мезофиллом.

Большинство современных видов рода *Hylotelephium* и рода *Sedum* произрастает на территориях с аридным и полуаридным климатом. Некоторые представители этих родов обитают в умеренном климате и расселились в северном направлении вплоть

до полярного круга. Виды рода *Rhodiola* произрастают в горах и на территориях с арктическим климатом.

Для выявления путей структурной адаптации толстянковых к условиям Севера, в первую очередь, мы исследовали особенности мезоструктуры листьев. У *S. acre* они маленькие, яйцевидные или округлые; у *H. triphyllum* и *R. rosea* — уплощенные, средние или большие. Мезофилл у *H. triphyllum* и *S. acre* в отличие от *R. rosea* не дифференцирован на столбчатую и губчатую паренхиму. Только в отдельных случаях при произрастании *H. triphyllum* в открытых местообитаниях один слой верхних клеток имел удлинённую, немного вытянутую форму, у остальных растений клетки мезофилла, как правило, округлой формы. Лист *R. rosea* четко разделен на палисадные и губчатые клетки, и формирование палисадной ткани можно рассматривать как результат адаптации вида к высокой инсоляции высокогорий. Наличие водозапасающей ткани, плохо развитый проводящий пучок, толстые эпидерма и кутикула сближают *S. acre* с суккулентами из областей с засушливым климатом. Крупные клетки мезофилла обеспечивают запасание воды. Для *S. acre* отмечены высокие величины, характеризующие объем клетки, приходящийся на один хлоропласт. Значение КОХ считают одним из показателей фотосинтетической активности вида на уровне мезоструктуры. У толстянковых величина КОХ, скорее, отражает степень суккулентности, так как она возрастает с увеличением оподненности клетки. Наличие водозапасающей ткани, обеспечивающей выживание растений *S. acre* в условиях водного стресса, приводит к снижению фотосинтетической функции листа.

Увеличение толщины листа за счет увеличения клеток мезофилла в связи с запасанием воды в вакуоле и других клеточных структурах (хлоропласты) под действием засухи происходит также у *R. rosea* и *H. triphyllum*. Это свидетельствует о проявлении суккулентных признаков на клеточном уровне, хотя данные виды и отличаются от истинно суккулентных растений отсутствием водозапасающего слоя клеток, большой площадью листа, более тонкой кутикулой и относительно тонким эпидермисом, большим количеством устьиц.

На основании анализа мезоструктуры листа можно заключить, что среди исследованных толстянковых только *S. acre* проявляет в условиях холодного климата признаки истинно суккулентного растения. Это позволяет растениям произрастать на хорошо освещенных, открытых от травостоя песчаных насыпях вдоль дорог и в сосновых борах, где влагообеспеченность в отдельные периоды резко снижается. *R. rosea* и *H. triphyllum*

могут выдерживать кратковременные периоды засухи за счет накопления воды в вакуолях хлорофиллсодержащих клеток.

В аридных районах толстянковые приспосабливаются не только к недостатку воды, но и к высокой (избыточной) инсоляции, которая может повреждать фотосинтетический аппарат. Для этого у листовых суккулентов имеется толстая кутикула, способная отражать до 40 % падающего света, а в верхнем эпидермисе листа синтезируются соединения фенольной природы, защищающие лист от жестких УФ-лучей. Клетки содержат большое количество мелких хлоропластов, занимающих пристенное положение. Признаки вида, произрастающего при избыточной освещенности, были характерны только для *S. acre*: толстая кутикула и большое количество мелких хлоропластов в клетках мезофилла листа. Однако по величине соотношения Хл a/b *S. acre*, скорее, можно отнести к теневыносливым видам. По-видимому, приспособление фотосинтетического аппарата к затенению на уровне пигментного комплекса обусловлено строением самого листа. Лист покрыт кутикулой, которая отражает падающий свет. Кроме того, верхние клетки мезофилла с большими вакуолями, содержащими осмотически активные вещества, могут затенять нижние. Анатомические свойства листьев *S. acre*, способствующие защите от высокой инсоляции в южных местообитаниях (местах видообразования), в условиях Севера обеспечивают адаптацию пигментного комплекса к более низкой плотности светового потока.

Анатомическое строение листьев *H. triphyllum* свидетельствует о приспособленности фотосинтетического аппарата к низкой освещенности. Сравнительно небольшое количество крупных хлоропластов с равномерным распределением в клетке мезофилла отличает этот вид от растений-суккулентов с пристенным расположением хлоропластов, произрастающих при высокой инсоляции. На европейском Северо-Востоке *H. triphyllum* способен произрастать в экотопах с различным световым режимом, хотя местообитания с высокой инсоляцией не благоприятны для роста. Освоению видом различных экотопов благоприятствует пластичность пигментного аппарата. Выявлено, что у растений под пологом леса содержание хлорофиллов выше по сравнению с обитающими на открытых участках. При полной освещенности растения *H. triphyllum* накапливали в листьях, стеблях и цветках антоцианы, функциональная роль которых до сих пор дискуссионна. Накопление антоцианов у световых листьев происходило в клетках верхней эпидермы. По-видимому, это связано с их защитной функцией от жестких лучей УФ-В и высокой инсоляции. Следует, однако, отметить, что листья с вы-

соким накоплением антоцианов содержали мало хлорофиллов, быстрее старели и опадали. Возможно, накопление антоцианов в листьях *H. triphyllum* под действием высокой инсоляции является неспецифической реакцией и происходит в результате катаболизма белков. Известно, что некоторые фенольные соединения, в том числе и предшественники антоцианов, могут образовываться в результате распада белка.

Наличие палисадного мезофилла указывает на признаки светолюбия *R. rosea*. Однако небольшое число крупных хлоропластов, расположенных по всей поверхности клетки, отражает свойства теневыносливости, что позволяет растениям занимать различные по световому режиму экотопы. На европейском Северо-Востоке вид встречается как на открытых (гольцы) участках, так и вдоль ручьев под пологом леса. *R. rosea* отличается самым высоким накоплением фотосинтетических пигментов. *H. triphyllum*, и особенно *S. acre*, — виды со слабо развитым пигментным аппаратом. Количество хлорофиллов и каротиноидов у них в 1.5—2 раза ниже, чем у пустынных растений, среди которых отмечены виды с очень низким содержанием пигментов. Вместе с тем растения *H. triphyllum* в подзоне средней тайги не отличались по содержанию хлорофиллов от растений, произрастающих в Средиземноморье. Для толстянковых в холодном климате характерно низкое соотношение хлорофиллы/каротиноиды, что свидетельствует об относительно высоком накоплении желтых пигментов, которые защищают фотосинтетический аппарат от фотодеструкции. Способность *S. acre* накапливать пигменты в осенний период является адаптивной реакцией, свойственной растениям, сохраняющим фотосинтетический аппарат при перезимовке.

По функциональной активности листья *R. rosea* превышали оба других вида, особенно *S. acre*. Скорость нетто-поглощения CO_2 у толстянковых коррелирует со строением листа и содержанием пигментов. Полученные нами свето-температурные зависимости фотосинтеза позволяют судить об адаптированности фотосинтетического аппарата к условиям существования. Преимущество в этом отношении имеет *R. rosea*, лучше приспособленная к ассимиляции в холодном климате. При 5 °C ее листья фотосинтезировали со скоростью не менее 50 % от максимальной, тогда как у *H. triphyllum* и *S. acre* скорость ассимиляции CO_2 не превышала 25—30 % от максимальных значений. Температурный оптимум фотосинтеза листьев *R. rosea* (8—18 °C) ниже по сравнению с *H. triphyllum* и *S. acre*, у которых зона температурного оптимума фотосинтеза заметно шире и сдвинута на 3—5 °C в сторону более высоких температур. Относитель-

но невысокие температуры (25—28 °C) существенно подавляли видимое поглощение CO_2 . Исследование этого феномена указывает на чувствительность ЭТЦ хлоропластов толстянковых к супероптимальной температуре.

В экспериментальных условиях под действием засухи у *H. triphyllum* и *S. acre* отмечали поглощение CO_2 и повышение кислотности клеточного сока в ночные часы, что может свидетельствовать о способности растений индуцировать САМ. Растения *R. rosea* не проявляли признаков перехода на САМ-тип фотосинтеза. Исходя из этих данных, можно полагать, что виды рода *Sedum* более теплолюбивые растения, чем *R. rosea*, что, на наш взгляд, связано с их происхождением и распространением.

Адаптация к произрастанию растений на Севере приводит к смещению температурного оптимума фотосинтеза, дыхания и метаболической активности в область низких положительных температур. Это сопровождается изменениями на анатомическом и морфологическом уровне, уменьшением габитуса растения и в целом стратегии вида.

В условиях сезонного климата растения в зимний период переходят в состояние покоя. У *H. triphyllum* и *R. rosea* побеги отмирают и формируются почки возобновления, которые перезимовывают. Почки возобновления *R. rosea* защищены кожистыми чешуями, располагаются либо на уровне почвы, либо под почвой и находятся в глубоком физиологическом покое. Потребность почек в длительном низкотемпературном воздействии закреплена генетически. Выявлено, что сокращение этого периода приводит к нарушению роста и развития формируемых почками побегов. Почки возобновления у *H. triphyllum* при прерывании покоя начинают расти, если попадают в условия длинного дня и температуры около 20 °C. У *S. acre* вегетативные побеги с зелеными листьями в зимний период находятся в состоянии вынужденного покоя. Способность сохранять зимнезеленые листья позволяет растению начинать фотосинтезировать после схода снега, что компенсирует низкую скорость роста.

Интенсивное отрастание побегов *R. rosea* рано весной коррелирует с высоким (по сравнению с двумя другими видами) уровнем метаболической активности и скоростью дыхания. Наиболее активный рост у *R. rosea* отмечен в мае—июне, за этот период растения формируют побеги и цветут. У *H. triphyllum* цветение начинается в июле и длится 50—60 дней. Растянутый цикл цветения и формирование незащищенных почек возобновления ограничивают распространение данного вида в северном направлении.

В период генеративного развития большая часть образующихся в процессе фотосинтеза углеводов распределяется в репродуктивные органы. К концу плодоношения у *R. rosea* и *H. triphyllum* усиливается транспорт углеводов в подземные запасающие органы (каудекс и клубнекорни).

В условиях холодного климата исследованные виды толстяковых образуют семена, что является одним из критериев их адаптированности. У *R. rosea* семена различались по окраске тесты, имели низкую всхожесть и нуждались в стратификации, что обусловлено степенью развития зародыша. Недоразвитость зародыша способствует большей продолжительности периода покоя, сохранению жизнеспособности и, следовательно, распространению диаспор. Семена *H. triphyllum* и *S. acre* не имеют покоя и отличаются высокой всхожестью. У всех трех видов семена прорастают при умеренных температурах и из-за редукции эндосперма им необходим свет.

Изучение местообитаний *S. acre* показало, что растения по фактору терморегима, континентальности и морозности климата, увлажнению и богатству почв существуют в узком диапазоне условий, что определяет высокую степень мозаичности распределения данного вида по территории. *H. triphyllum* по сравнению с *S. acre* более толерантный вид, приспособленный к относительно широкому диапазону условий. Вид проявляет максимальную патиентность по отношению к богатству, кислотности и переменности увлажнения почв, а также к затенению. Условному экологическому оптимуму *H. triphyllum* наиболее соответствуют пойменные луга средней подзоны тайги.

С продвижением на Север возрастает вариабельность морфометрических параметров растений. У *S. acre* это выражалось в уменьшении длины генеративного побега и числа цветков в соцветии, у *H. triphyllum* — в изменении размеров соцветия, уменьшении площади листовых пластинок и количества листьев, высоты побегов.

Основу популяций *S. acre* в подзоне южной и средней тайги составляют парциальные побеги вегетативного происхождения, что указывает на интенсивное вегетативное возобновление. Возрастные спектры *S. acre* неполночные, в большинстве ценопопуляций доминировала имматурная возрастная группа. По направлению с юга на север уменьшаются численность и плотность ценопопуляций. Структура ценопопуляций изменялась от монодоминантных группировок до представленных отдельными куртинами. В возрастных спектрах ценопопуляций *H. triphyllum* доминируют молодые и генеративные растения, что указывает на интенсивное семенное возобновление. С продвижением на

север происходит значительное уменьшение общего числа растений в ценопопуляциях, снижается семенная продуктивность. Показано, что возрастные спектры ценопопуляций *H. triphyllum* варьировали в зависимости от типа местообитаний.

В целом полученные нами результаты позволяют охарактеризовать виды сем. Crassulaceae и выявить особенности их экологической стратегии на Севере.

H. triphyllum более пластичен по сравнению с *R. rosea* и способен занимать различные экологические ниши, что свойственно анцестральным видам. Расселению в различных экотопах способствует ряд свойств. Функциональная пластичность фотосинтетического аппарата по отношению к освещенности, накопление антоцианов в верхней эпидерме позволяют растениям произрастать в местообитаниях с разным световым режимом. Высокая оводненность клеток мезофилла, способность индуцировать САМ-тип фотосинтеза позволяют растениям занимать песчаные участки и склоны вдоль русел рек, переносить кратковременные периоды засухи. Поверхностная корневая система способствует произрастанию растения на тонком слое почвы. С продвижением на север доля подземной части в общей биомассе растения возрастает, увеличиваются размеры клубнекорней, запасующих крахмал.

S. acre — высокоспециализированный вид, адаптированный к произрастанию в засушливых условиях. Вид менее пластичен и в отличие от *H. triphyllum* занимает в условиях Севера одну экологическую нишу — пески сосновых боров и песчаные полосы вдоль дорог. Для успешного роста на песчаных почвах, где отсутствует конкуренция со стороны других трав, у вида сохранилась водозапасающая ткань и способность к САМ-типу фотосинтеза. Растения характеризуются низкой скоростью роста и интенсивностью метаболических процессов (фотосинтеза и дыхания), что проявляется в функциональной анатомии листа и коррелирует с низким содержанием пигментов. Способность сохранять зимой фотосинтетический аппарат, благодаря чему растения могут дольше ассимилировать CO_2 в течение вегетационного периода, компенсирует их низкую скорость роста.

В процессе эволюции и расселения у *R. rosea* выработалась специализация к условиям холодного климата. Оптимальными для фотосинтеза являются низкие положительные и умеренные температуры. Суккулентные черты позволяют растениям занимать местообитания, где возможны кратковременный дефицит воды и засоление (например, расщелины скал морских побережий и островов). В отличие от двух других видов *R. rosea* формирует семена с разным типом покоя. Для выживания в экс-

тремальных условиях большую роль у *R. rosea* играет каудекс, который несет почки возобновления, служитместищем запасных веществ и продуктов вторичного метаболизма.

В заключение следует подчеркнуть, что комплексные исследования с привлечением методов и подходов экологической физиологии существенно расширяют наши знания о механизмах и направленности адаптивных реакций представителей сем. Crassulaceae на Севере, углубляют представления о жизненной стратегии исследованных видов. Это существенно обогащает понимание биоразнообразия растительного мира.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Я.** Клетки, макромолекулы и температура. Л., 1975. 330 с.
- Алексеев Ю. Е., Вехов В. Н., Гапочка Г. П., Дундин Ю. К., Павлов В. Н., Тихомиров В. Н., Филин В. Р.** Травянистые растения СССР. М., 1971. Т. 1. 487 с.
- Андреева В. Н.** Особенности распространения и экологии *Rhodiola rosea* L. в условиях Мурманской области // Биологические проблемы Севера: Тез. докл. VIII симпозиума. Апатиты, 1979. С. 19—20.
- Андреева В. Н.** Особенности онтогенетического развития родиолы розовой в условиях культуры на Кольском полуострове // Ботанические исследования за полярным кругом. Кировск, 1990. С. 67.
- Андреева В. Н., Похилько А. А., Царева В. Т.** Сем. Crassulaceae — толстянковые // Биологическая флора Мурманской области. Апатиты, 1987. С. 21—39.
- Андреанова Ю. С., Тарчевский И. А.** Хлорофилл и продуктивность растений. М., 2000. 136 с.
- Антропова Г. Л., Частухина С. А.** Биоморфологические характеристики некоторых перспективных для интродукции растений Северо-Востока России // Биологическое разнообразие. Интродукция растений: Матер. науч. конф. СПб., 1995. С. 68—70.
- Арктическая флора СССР.** Критический обзор сосудистых растений, встречающихся в Арктических районах СССР. Вып. 9. Ч. 1 / Под ред. Б. А. Юрцева. Л., 1984. С. 9—18.
- Атлас Республики Коми по климату и гидрологии.** М., 1997. 116 с.
- Бабенко В. С.** Новые источники лекарственного сырья для получения тканевых препаратов // Изучение и использование лекарственных растительных ресурсов СССР. Л., 1964. С. 311—314.
- Багаутдинова Р. И., Федосеева Г. П., Оконешникова Т. Ф.** Фруктозосодержащие углеводы растений — локализация и состав // Химия и компьютерное моделирование. Бутлеровские сообщения. 2001. № 5. С. 13—16.
- Байрамов А. А.** Основные черты приспособительной сущности видов р. *Sedum* L. // Докл. АН Азерб. ССР. 1981. Т. 37, № 5. С. 4—7.
- Байрамов А. А., Касумов Ф. Ю.** К биологии очитка едкого на Апшероне // Изв. АН Азерб. ССР. Сер. биол. наук. 1975. № 6. С. 8—11.

Барнаулов О. Д., Лимаренко Ю. А., Куркин В. А. Сравнительная оценка биологической активности соединений, выделенных из видов *Rhodiola L.* // Хим.-фарм. журн. **1986.** Т. 20, № 9. С. 1107—1112.

Бачаров Д. С., Тарбаева В. М., Далькэ И. В., Головки Т. К. Морфолого-анатомические и физиологические особенности семян *Rhodiola rosea* (Crassulaceae) // Ботан. журн. **2004.** Т. 89, № 4. С. 625—631.

Бездева Т. А. Морфология и систематика рода очиток (*Sedum L.*, Crassulaceae DC.) флоры российского Дальнего Востока // Комаровские чтения. Вып. XXXVII. Владивосток, **1993.** С. 3—17.

Бейдеман И. Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск, **1974.** С. 19—109.

Березкина В. И., Евтушенко А. И. Антивирусная активность некоторых видов очитков и перспективы введения их в культуру // Биолого-экологические особенности интродуцированных растений. Киев, **1985.** С. 61—63.

Благовещенский В. В. Медоносные растения Ульяновской области. Сер. Природа Ульяновской обл. Ульяновск, **1994.** Вып. 3. 140 с.

Блонская В. Н., Губа П. А. Медоносные растения Украины (справочник). Днепропетровск, **1990.** 181 с.

Бордзіловський Е. І. Рід очиток — *Sedum L.* // Флора УРСР. Т. 5. Київ, **1953.** С. 445—467.

Борисова А. Г. Конспект системы семейства толстянковые — Crassulaceae DC. // Флора СССР. М.; Л., **1939.** Т. 9. С. 8—134.

Борисова А. Г. Конспект системы сем. Crassulaceae DC. флоры СССР (добавления и изменения) // Новости систематики высших растений (1969). Л., **1970.** Т. 6. С. 112—121.

Борисовская Г. М. Анатомо-систематическое исследование некоторых представителей семейства Crassulaceae DC. // Вестник ЛГУ. Биология. **1960.** Т. 24, № 4. С. 159—162.

Бреслина И. П. Уникальность орнитогенной растительности островов Белого и Баренцева морей // Охрана ботанических объектов на Крайнем Севере. Апатиты, **1977.** С. 88—102.

Бреслина И. П. Орнитофильная флора островов Кандалакшского залива Белого моря // Экология. **1979.** № 2. С. 45—52.

Буйнова М. Г. Пигменты растений Западного Забайкалья // Ботан. журн. **1987.** Т. 72, № 8. С. 1089—1097.

Бутник А. А., Тимченко О. В. Строение эпидермы листьев видов семейства Chenopodiaceae // Ботан. журн. **1987.** Т. 72, № 8. С. 1021—1030.

Бялт В. В. Семейство 86. Crassulaceae J. St.-Hil. — Толстянковые // Флора Восточной Европы. СПб., **2001.** Т. X / Под ред. Н. Н. Цвелёва. С. 250—294.

Бялт В. В. Анализ географического распространения толстянковых (Crassulaceae) в Евразии // Биологическое разнообразие и интродукция суккулентов: Матер. Первой Междунар. науч.-практ. конф. СПб., **2004.** С. 118—120.

Вакар Б. А. Введение в филогению растительного мира. Минск, **1973.** 183 с.

Вальтер Г. Растительность земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. М., **1974.** Т. 2. 423 с.

Вальтер Г. Растительность земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. М., **1975.** Т. 3. 428 с.

Василевская В. К. Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад, **1954.** 184 с.

Ведерникова О. П., Никандрова Л. М. Онтогенез родиолы розовой (*Rhodiola rosea*) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, **2000.** С. 199—206.

Вознесенский В. Л. Фотосинтез пустынных растений (Юго-Восточные Каракумы). Л., **1977.** 256 с.

Ворошилов В. Н. Флора советского Дальнего Востока. М., **1966.** 478 с.

Гамалей Ю. В. Транспортная система сосудистых растений. СПб., **2004.** 424 с.

Гарифуллина Г. Г., Ишмуратова М. М., Фахрутдинова Е. И., Герчикова А. Я. Антиокислительная активность экстрактов из корневищ и корней *Rhodiola rosea L.* и *R. iremelica* Boriss. // Раст. ресурсы. **2000.** Т. 36, вып. 3. С. 69—74.

Гармаш Е. В., Головки Т. К. CO₂-газообмен и рост *Rhaponticum cartamoides* (Willd.) Iljin в условиях подзоны средней тайги европейского Северо-Востока. 1. Зависимость фотосинтеза и дыхания от внешних факторов // Физиология растений. **1997.** Т. 44, № 6. С. 854—863.

Герасименко Т. В., Заленский О. В. Суточная и сезонная динамика фотосинтеза у растений острова Врангеля // Ботан. журн. **1973.** Т. 58, № 11. С. 1655—1666.

Герасименко Т. В., Швецова В. М. Основные итоги эколого-физиологических исследований фотосинтеза в Арктике // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л., **1989.** С. 65—114.

Гнедков П. А., Шретер А. И. Сравнительное химическое изучение некоторых видов семейства толстянковых // Раст. ресурсы. **1977.** Т. 12, вып. 3. С. 554—559.

Головки Т. К. Дыхание растений (физиологические аспекты). СПб., **1999.** 204 с.

Головки Т. К., Далькэ И. В., Бачаров Д. С. Роль покоя почек в адаптации *Rhodiola rosea L.* в холодном климате // Физиология растений и экология на рубеже веков: Матер. Всерос. науч.-практ. конф. Ярославль, **2003.** С. 80—81.

Головки Т. К., Далькэ И. В., Табаленкова Г. Н. Функциональные характеристики представителей природной флоры Приполярного Урала (Национальный парк «Югыд-ва») // Проблемы физиологии растений Севера: Тез. докл. Междунар. конф. Петрозаводск, **2005.** С. 55.

Гончарова С. Б. Род *Sedum L.* (Crassulaceae DC.) российского Дальнего Востока (биология, охрана генофонда): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, **1996.** 22 с.

Гончарова С. Б. Некоторые закономерности распространения видов и биоморф представителей рода *Sedum* (Crassulaceae) // Исследования растительного покрова российского Дальнего Востока. Владивосток, 1999. С. 80—87. (Тр. БС ДВО РАН; Т. 1).

Гончарова С. Б. Биоморфологическая характеристика дальневосточных видов рода *Sedum* (Crassulaceae) // Растения в природе и культуре. Владивосток: Дальнаука, 2000. С. 10—20. (Тр. БС ДВО РАН; Т. 2).

Гончарова С. В. Очитковые (Sedoideae, Crassulaceae) флоры российского Дальнего Востока. Владивосток, 2006. 223 с.

Горбачевская О. А., Жмылев П. Ю., Шинковская К. А. Очиток едкий: номенклатура, систематическое положение и изменчивость // Биологическая флора Московской области. М., 2000. Вып. 14. С. 101—111.

Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорий Урала. М., 1975. 383 с.

Горышина Т. К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. Л., 1989. 204 с.

Горышина Т. К., Киселева Т. М. Об экологической лабильности фотосинтетического аппарата листа у некоторых кустарничков и трав елового леса. Пигменты листа // Вестник ЛГУ. 1982. Вып. 1, № 3. С. 31—37.

Государственная фармакопея СССР. Вып. 2. Общие методы анализа. Лекарственное растительное сырье. 75. Корневища и корни родиолы розовой / МЗ СССР. 11-е изд., доп. М., 1989. С. 364—366.

Гришина Е. Н. Некоторые вопросы водного режима родиолы розовой (*Rhodiola rosea* L.) в условиях интродукции // Динамика растительного покрова Алтая. Горно-Алтайск, 1998. С. 95—97.

Гроссгейм А. А. Обзор новейших систем цветковых растений. Тбилиси, 1966. 198 с.

Гусев Н. А. Состояние воды в растении. М., 1974. 130 с.

Давидюк Л. К. Жизненный цикл, численность и возрастной состав ценопопуляций очитка пурпурного *Sedum purpureum* (L.) Schult. // Биологические основы повышения продуктивности и охраны растительных сообществ Поволжья: Межвуз. сб. Горьковского ГУ. Горький, 1986. С. 52—55.

Далькэ И. В., Головкин Т. К. Оптимальная температура и освещенность для фотосинтеза толстянковых на Севере (на примере *Rhodiola rosea* L.) // Вестник Башкирского ун-та. 2001. № 2 (I). С. 29—31.

Далькэ И. В., Головкин Т. К. Морфофизиологическая характеристика уральских и арктических растений *Rhodiola rosea* (Crassulaceae) при выращивании в подзоне средней тайги // Раст. ресурсы. 2005. Т. 41, вып. 4. С. 1—11.

Далькэ И. В., Головкин Т. К. Морфофизиологические нарушения у *Rhodiola rosea* L., индуцируемые прерыванием покоя почек // Причины и способы сохранения биоразнообразия: Сб. матер. II Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола, 2006. С. 312—314.

Днепровский Ю. М., Ким Е. Ф. Водный режим *Rhodiola rosea* L. с Семинского хребта // Ритмы развития и продуктивность полезных растений сибирской флоры. Новосибирск, 1975. С. 133—141.

Днепровский Ю. М., Ким Е. Ф., Юманова Т. П. Сезонное развитие и рост *Rhodiola rosea* L. в связи с интродукцией // Бюлл. ГБС. 1975. Вып. 98. С. 27—34.

Дымова О. В., Головкин Т. К. Адаптация к свету фотосинтетического аппарата теневыносливых растений (на примере *Ajuga reptans* L.) // Физиология растений. 1998. № 4. С. 521—528.

Дымова О. В., Головкин Т. К. Структурно-функциональные свойства фотосинтетического аппарата *Ajuga reptans* L. в холодном климате // Физиология растений. 2001. № 3. С. 406—413.

Дымова О. В., Тетерюк Л. В. Физиологическая и популяционная экология неморальных травянистых растений на Севере. Екатеринбург, 2003. 144 с.

Ебрахим М. К. Х. Проявление устойчивости двух сортов хлопчатника к облучению ультрафиолетом-А: фотосинтез и некоторые химические компоненты клеток // Физиология растений. 2005. Т. 52, № 5. С. 726—733.

Елсаков Г. В., Горелова А. П. Влияние удобрений на продуктивность и биохимические показатели родиолы розовой (золотой корень) на Кольском Севере // Агрохимия. 1999. № 10. С. 58—61.

Жмылев П. Ю., Алексеев Ю. Е., Карпухина Е. А., Баландин С. А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. М., 2002. 204 с.

Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с.

Загоскина Н. В., Дубравина Г. А., Алявина А. К., Гончарук Е. А. Влияние ультрафиолетовой (УФБ) радиации на образование и локализацию фенольных соединений в каллусных культурах чайного растения // Физиология растений. 2003. Т. 50, № 2. С. 302—308.

Заленский О. В. Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза // XXXVII Тимирязевские чтения. Л., 1977. 57 с.

Запрометов М. Н. Фенольные соединения: распространение, метаболизм и функции в растениях. М., 1993. 272 с.

Захожий И. Г. Новая методика количественного определения гликозидов тирозола и коричневого спирта в растениях рода *Rhodiola* L. // Актуальные проблемы биологии и экологии: Матер. XI Молодежн. науч. конф. Сыктывкар, 2004. С. 98—100.

Захожий И. Г. Физиолого-биохимические основы накопления продуктов вторичного метаболизма — салидрозиды и розавина в растениях *Rhodiola rosea* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2006. 18 с.

Иванова Т. И., Васильковский М. Д. Дыхание растений острова Врангеля // Ботан. журн. 1976. Т. 61, № 3. С. 324—331.

Иванова Т. И., Локтева Т. Н., Шухтина Г. Г. Дыхание растений Хибин // Ботан. журн. 1983. Т. 68, № 12. С. 1637—1643.

Иванова Т. И., Семихатова О. А., Юдина О. С., Леина Г. Д. Влияние температуры на дыхание растений естественных экосистем различных ботанико-географических зон // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л., 1989. С. 140—163.

Ільїнська А. П. Анатомічні особливості *Sempervivum ruthenicum* Schnittsp. et C. B. Lehm та *Rhodiola rosea* L. (Crassulaceae) // Укр. ботан. журн. 1990. Т. 47, № 3. С. 24—28.

Ишмуратова М. И. *Rhodiola iremelica* (Crassulaceae) на Южном Урале // Ботан. журн. 2002. Т. 87, № 5. С. 38—50.

Ишмуратова М. И. Родиола ирмельская на Южном Урале. М., 2006. 252 с.

Ишмуратова М. И., Сацыперова И. Ф. Начальные этапы онтогенеза и некоторые биологические особенности развития *Rhodiola rosea* L. и *R. iremelica* Boriss., интродуцированных в Башкирию // Раст. ресурсы. 1998. Т. 34, вып. 4. С. 3—11.

Иорданов Д., Николов П., Бойчинов А. Фитотерапия. Лечение лекарственными травами. София, 1976. 352 с.

Казаринова Н. В. Эколого-биологические особенности родиолы розовой в Горном Алтае // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1977. Вып. 3, № 15 (285). С. 38—42.

Казаринова Н. В. Экологические особенности интродуцируемой родиолы розовой // Проблемы освоения лекарственных ресурсов Сибири и Дальнего Востока: Тез. докл. Всесоюз. конф. Новосибирск, 1983. С. 32—33.

Кахнович Л. В. Фотосинтетический аппарат и световой режим. Минск, 1980. 144 с.

Ким Е. Ф. Опыт выращивания родиолы розовой в низкогорьях Алтая // Раст. ресурсы. 1976а. Т. 12, вып. 4. С. 583—590.

Ким Е. Ф. Динамика накопления салидрозидов в корневищах родиолы розовой в связи с интродукцией в низкогорье Алтая // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1976б. Вып. 3, № 15 (270). С. 30—42.

Ким Е. Ф. К вопросу возделывания золотого корня (родиолы розовой) в предгорьях Алтая // Проблемы освоения лекарственных ресурсов Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1983. С. 33—35.

Ким Е. Ф. Содержание и возрастная динамика накопления салидрозидов в надземных органах родиолы розовой в связи с ее интродукцией на разных высотных поясах Алтая // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока. Красноярск, 1996. С. 255—257.

Ким Е. Ф. Биологические основы интродукции родиолы розовой // Динамика растительного покрова Алтая. Горно-Алтайск, 1998. С. 87—94.

Ким Е. Ф., Днепровский Ю. М. Морфобиологические особенности семян золотого корня // Успехи изучения лекарственных растений Сибири. Томск, 1973. С. 52—55.

Кириянов А. А., Бондаренко Л. Т., Куркин В. А., Запесочная Г. Г. Динамика накопления розавидина и салидрозидов в сырье

родиолы розовой, культивируемой в Подмоскovie // Хим.-фарм. журн. 1989. № 4. С. 449—452.

Кириянов А. А., Бондаренко Л. Т., Куркин В. А., Запесочная Г. Г., Дубичев А. А., Воронцов Е. Д. Определение биологически активных компонентов корневищ *Rhodiola rosea* // Химия природных соединений. 1991. № 3. С. 320—323.

Кислюк Н. И., Васильковский М. Д., Буболо Л. С., Палеева Т. В. Влияние температуры на строение листьев и фотосинтез *Сагех lugens* (Cyperaceae) и *Arctagrostis arundinaceae* (Poaceae) // Ботан. журн. 1983. Т. 68, № 10. С. 1325—1331.

Кислюк И. М., Денько Е. И. Теплоустойчивость клеток арктических и бореальных растений и ее значение для приспособлений к условиям севера // Ботан. журн. 1976. Т. 61, № 4. С. 488—498.

Ковалева Н. П. Рост и развитие родиолы розовой (*Rhodiola rosea*) в условиях искусственного облучения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1998. 24 с.

Кожевников Ю. П. Заметки о родах *Rhodiola* и *Sedum* (Crassulaceae) // Ботан. журн. 1988. Т. 73, № 3. С. 414—423.

Кожевников Ю. П. Заметки о видах *Sedum* (Crassulaceae) // Ботан. журн. 1989. Т. 74, № 4. С. 534—544.

Коряк А. Д. Рационально использовать природные запасы родиолы розовой в Горном Алтае // Вопросы географии Горного Алтая. Барнаул, 1976. С. 97—101.

Коряк А. Д. Разнообразие морфологических признаков *Rhodiola rosea* как показатель генофонда вида // Тез. докл. Седьмого Всесоюз. совещ. по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Новосибирск, 1977. С. 220—221.

Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. Л., 1975. 264 с.

Красная книга Республики Коми. Редкие и находящиеся под угрозой виды растений и животных. М.; Сыктывкар, 1998. 528 с.

Краснов Е. А., Саратиков А. С., Суворов Ю. П. Растения семейства толстянковых. Томск, 1979. 208 с.

Криддл Р. С., Брайденбах Р. В., Фонтана А. Дж., Генри Дж.-М., Смит Б. Н., Хансен Л. Д. Реакция дыхания растений на климат определяет их географическое распространение // Физиология растений. 1996. Т. 43, № 6. С. 813—821.

Крокер В., Бартон Л. В. Физиология семян. М., 1955. 399 с.

Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Т. 6. Томск, 1931. С. 1229—1348.

Кузнецов В. В., Нето Д. С., Борисова Н. Н., Дам З. Б., Ракитин В. Ю., Александрова С. Н., Холодова В. П. Стресс-индуцируемое формирование САМ и предельный адаптационный потенциал растений *Mesembryanthemum crystallinum* в экстремальных условиях // Физиология растений. 2000. Т. 4, № 2. С. 190—198.

Куренкова С. В. Пигментная система культурных растений в условиях подзоны средней тайги европейского Северо-Востока. Екатеринбург, 1998. 115 с.

Куркин В. А. Фенилпропаноиды — перспективные природные биологически активные соединения. Самара, 1996. 80 с.

Куркин В. А., Запесочная Г. Г., Горбунов Ю. В., Нухимовский Е. Л., Шретер А. И., Щавлинский А. Н. Химическое исследование некоторых видов родов *Rhodiola* L. и *Sedum* L. и вопросы их хемосистематики // Раст. ресурсы. 1986. Т. 22, вып. 3. С. 310—319.

Куркин В. А., Запесочная Г. Г., Дубичев А. Г., Воронцов Е. Д., Александрова И. В., Панова Р. В. Фенилпропаноиды каллусной культуры *Rhodiola rosea* // Химия природных соединений. 1991. № 4. С. 481—490.

Куркин В. А., Запесочная Г. Г., Щавлинский А. Н. Методы определения подлинности и качества корневищ родиолы розовой // Хим.-фарм. журн. 1985. № 3. С. 185—190.

Куркин В. А., Куркина Т. В., Запесочная Г. Г. Изучение динамики накопления действующих веществ в корневищах родиолы розовой, интродуцированной в Самарской области // Биологическое разнообразие. Интродукция растений: Матер. науч. конф. СПб., 1995. С. 154—155.

Лавриненко И. А., Ткаченко К. Г., Елсаков В. В. Популяционная и межвидовая изменчивость двух видов рода *Rhodiola* (Crassulaceae) в условиях Арктики // Ботан. журн. 1998. Т. 83, № 9. С. 63—70.

Лархер В. Экология растений. М., 1978. 186 с.

Лихонос Т. А., Калашник Н. А. Кариосистематическое изучение некоторых видов рода *Rhodiola* (Crassulaceae) // Ботан. журн. 1999. Т. 84, № 11. С. 107—112.

Лукьянова Л. М. Эколого-физиологические аспекты изучения пигментной системы растений. II. Влияние эколого-географических условий и систематической принадлежности растений // Ботан. журн. 1982. Т. 67, № 4. С. 409—419.

Лукьянова Л. М. О содержании пигментов пластид в листьях растений Хибин // Ботан. журн. 1988. Т. 73, № 9. С. 1246—1254.

Лукьянова Л. М., Локтева Т. Н., Булычева Т. М. Газообмен и пигментная система растений Кольской субарктики. Апатиты, 1986. 128 с.

Любименко В. Н. Избранные труды. Т. 2. Киев, 1963. 680 с.

Лютова М. И. Изменение термостабильности и кинетических свойств ферментов при адаптации растений к температуре // Физиология растений. 1995. Т. 42, № 6. С. 929—941.

Магомедов И. М. Фотосинтез и органические кислоты. Л., 1988. 204 с.

Мамушина Н. С., Зубкова Е. К. САМ-фотосинтез: распространение и эколого-физиологические аспекты // Ботан. журн. 2005. Т. 90, № 11. С. 1641—1650.

Мандрик В. Ю., Голышкин Л. В. Эмбриологическое исследование некоторых видов семейства Crassulaceae // Ботан. журн. 1973. Т. 58, № 2. С. 263—271.

Маргна У. В. Взаимосвязь биосинтеза флавоноидов с первичным метаболизмом растений // Итоги науки и техники. Сер. Биол. химия / ВИНТИ АН СССР. М., 1990. Т. 33. 176 с.

Маслова Л. В., Кондратьев Б. Л., Маслов Л. Н., Лишманов И. Б. Кардиопротекторные и антиадренергические свойства экстрактов *Rhodiola rosea* при стрессе // Экспериментальная клиническая фармакология. 1994. № 6. С. 61—64.

Маслова Т. Г., Попова И. А., Попова О. Ф. Критическая оценка спектрофотометрического метода количественного определения каротиноидов // Физиология растений. 1986. Т. 33, № 6. С. 615—619.

Маслова Т. Г., Попова О. Ф., Слемнев Н. Н., Попова И. А. Пигменты ассимилирующих органов растений Гоби (МНР) // Ботан. журн. 1987. Т. 72, № 8. С. 1082—1088.

Мерзляк Н. Н. Пигменты, оптика листа и состояние растений // Соросовский образовательный журнал. 1998. № 4. С. 19—24.

Мирославов Е. А., Яковлева О. В. Структура хлоропластов мезофилла некоторых представителей флоры Крайнего Севера // Экология. 1983. № 6. С. 23—25.

Мирославов Е. А., Кравкина И. М. Сравнительная анатомия листа растений, произрастающих в горах на разных высотах // Ботан. журн. 1990. Т. 75, № 3. С. 368—375.

Мокронос А. Т. Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск, 1978. С. 5—30.

Мокронос А. Т., Багаутдинова Р. И., Бубнова Е. А., Кобелева И. В. Фотосинтетический метаболизм в палисадной и губчатой тканях листа // Физиология растений. 1973. Т. 20, № 6. С. 1191—1197.

Морозова Л. М., Степанова А. В., Магомедова М. А. Эколого-фитоценотическая приуроченность, возрастной состав ценопопуляций и запас корневищ *Rhodiola rosea* L. на Приполярном Урале // Раст. ресурсы. 1997. Т. 33, вып. 1. С. 3—14.

Муравьева Д. А., Бубенчикова В. Н., Беликов В. В. Спектрофотометрическое определение суммы антоцианов в цветках василька синего // Фармакология. 1987. Т. 36, № 5. С. 28—29.

Некратова Н. А., Краснов Е. А., Некратов Н. Ф., Михайлова С. И. Изменения количественного содержания салидрозидов и дубильных веществ в подземных органах *Rhodiola rosea* L. в естественных местообитаниях на Алтае // Раст. ресурсы. 1992. Т. 28, вып. 4. С. 40—48.

Николаева М. Г., Разумова М. В., Гладкова В. Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л., 1985. 348 с.

Нухимовский Е. Л. Особенности экологической морфологии алтайских видов рода *Rhodiola* L. // Ресурсы дикорастущих лекарственных растений СССР. Вып. 3. М., 1975. С. 221—226.

Нухимовский Е. Л. Начальные этапы биоморфогенеза *Rhodiola* L., выращиваемой в Московской области // Раст. ресурсы. 1976. Т. 12, вып. 3. С. 348—355.

Нухимовский Е. Л. Основы биоморфологии семенных растений. М., 1997. 630 с.

Нухимовский Е. Л., Юрцева Н. С., Юрцев В. Н. Биоморфологические особенности *Rhodiola rosea* L. при выращивании (Московская область) // Раст. ресурсы. **1987**. Т. 23, вып. 4. С. 489—501.

Омельчук-Мякушко Т. Я. Секция *Telephium* S. F. Gray рода *Sedum* L. на Украине // Новости систематики высших и низших растений (1977). Киев, **1978**. С. 122—125.

Паланов А. В. Морфолого-анатомическая характеристика среднеазиатских родов семейства *Crassulaceae* DC. в связи с их систематикой: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., **1989а**. 16 с.

Паланов А. В. О роде *Hylotelephium* (*Crassulaceae*) // Ботан. журн. **1989б**. Т. 74, № 1. С. 43—47.

Паутова И. А. Онтогенез и возможность интродукции в Санкт-Петербурге видов р. *Rhodiola* L., перспективных для использования в пищевой и фармакологической промышленности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., **1993**. 20 с.

Паутова И. А. Основные черты строения листа р. *Rhodiola* L. // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. Тез. докл. Первой Междунар. науч. конф. СПб., **1995**. С. 67—68.

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., **1974**. 288 с.

Пережогин Ю. В. Онтогенез, структура популяции и перспектива использования *Rhodiola rosea* L. на Северном Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, **1995**. 20 с.

Пешкова Г. А. Семейство *Crassulaceae* — толстянковые // Флора Сибири. Т. 7. *Berberidaceae* — *Grossulariaceae*. Новосибирск, **1994**. С. 152—168.

Положий А. В., Ревякина Н. В. Биология развития золотого корня в районе Катунского хребта (Алтай) // Раст. ресурсы. **1976**. Т. 12, вып. 1. С. 53—59.

Полякова Е. Н., Николаева М. Г. Изменение изоферментного состава кислой фосфатазы при нарушении покоя семян клена татарского // Физиология растений. **1990**. Т. 37, № 4. С. 707—711.

Попова И. А., Маслова Т. Г., Попова О. Ф. Особенности пигментного аппарата растений различных ботанико-географических зон // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л., **1989**. С. 115—139.

Попова О. Ф., Слемнев Н. Н., Попова И. А., Маслова Т. Г. Содержание пигментов у растений пустынь Гоби и Каракумы // Ботан. журн. **1984**. Т. 69, № 3. С. 334—343.

Пьянков В. И. Влияние температуры и концентрации углекислого газа на фотосинтез арктических растений острова Врангеля // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск., **1978**. С. 137—144.

Пьянков В. И. Действие температуры на фотосинтез и метаболизм углерода родственных видов растений арктической тундры о-ва Врангеля и Среднего Урала // Физиология растений. **1991**. Т. 38, № 5. С. 837—845.

Пьянков В. И., Васьковский М. Д. Температурная адаптация фотосинтетического аппарата растений арктической тундры о-ва Врангеля *Oxuria digyna* и *Alopecurus alpinus* // Физиология растений. **1994**. Т. 41, № 4. С. 517—525.

Рабинович Е. Фотосинтез. М., **1953**. 246 с.

Растительные ресурсы России и сопредельных государств. СПб., **1996**. 571 с.

Ревина Т. А. Интродукция лекарственных видов очитков *Sedum* L. в Сибирском ботаническом саду // Бюлл. Сибирского ботан. сада. **1980**. Вып. 12. С. 30—34.

Ревина Т. А., Краснов Е. А., Свиридова Т. П., Степанюк Г. Я., Суров Ю. П. Биологические особенности и химический состав *Rhodiola rosea* L., выращиваемой в Томске // Раст. ресурсы. **1976**. Т. 12, вып. 3. С. 355—360.

Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. Л., **1981**. 264 с.

Редкие и нуждающиеся в охране животные и растения Коми АССР. Сыктывкар, **1982**. 152 с.

Рибкина Г. В., Биглова С. Г., Компанієць І. І. Хлоропласты — основні сховища та запасні резервуари води в клітині в умовах водного стресу // Укр. бот. журн. **1981**. Т. 23, № 1. С. 71—76.

Рыбакова Г. Р. Накопление биомассы и содержание салидрозида в родиоле розовой (*Rhodiola rosea* L.) при различных спектральных режимах искусственного облучения и возможности ее использования как функциональной добавки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, **2003**. 17 с.

Сапожников Д. И. Пигменты пластид зеленых растений и методика их исследования. М.; Л., **1964**. 121 с.

Саратиков А. С., Краснов Е. А. Родиола розовая — ценное лекарственное растение: золотой корень. Томск, **1987**. 253 с.

Саратиков А. С., Краснов Е. А. Родиола розовая (золотой корень). Томск, **2004**. 292 с.

Свешникова В. М. Устьичные движения у растений острова Врангеля // Ботан. журн. **1982**. Т. 68, № 8. С. 1117—1120.

Семихатова О. А. Энергетика дыхания растений в норме и при экологическом стрессе. Л., **1990**. 72 с.

Семихатова О. А. Оценка адаптационной способности растений на основании исследований темнового дыхания // Физиология растений. **1998**. Т. 45, № 1. С. 142—148.

Семихатова О. А. Эколого-физиологические исследования темнового дыхания растений: прошлое, настоящее, будущее // Ботан. журн. **2000**. Т. 58, № 4. С. 15—32.

Семихатова О. А., Денько Е. И. О воздействии температуры на дыхание листьев растений // Тр. Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. **1960**. Сер. 14. С. 113—137.

Семихатова О. А., Николаева М. Г. Дыхательная способность высших растений. Таксономический обзор // Физиология растений. **1996**. Т. 43, № 3. С. 450—461.

Сивков М. Д., Назаров С. К. Аппаратура и методика измерений газообмена растений в полевых условиях. Сыктывкар, **1987**. 16 с. (Сер. «Новые науч. методики» / Коми НЦ УрО РАН; вып. 23).

Сивков М. Д., Назаров С. К. Одноканальная газометрическая установка для измерения фотосинтеза и транспирации растений в полевых условиях // Инфракрасные газоанализаторы в изучении газообмена растений. М., **1990**. С. 54—64.

Сидорук Т. Н. Виды р. *Sedum* L. — ценные почвопокровные растения // Бюлл. ГБС АН СССР. М., **1987**. Вып. 145. С. 59—61.

Скворцов В. Э. Атлас-определитель сосудистых растений таежной зоны Европейской России. Региональные списки редких и охраняемых видов. М., **2000**. 407 с.

Соболевская К. А. Исчезающие растения Сибири в интродукции. Новосибирск, **1984**. 222 с.

Соболевская К. А. Интродукция растений в Сибири. Новосибирск, **1991**. 183 с.

Соколов С. Я., Ивашин В. М., Запесочная Г. Г. Исследование нейротропной активности новых веществ, выделенных из родиолы розовой // Хим.-фарм. журн. **1985**. Т. 19, № 11. С. 1367—1371.

Сравнительная анатомия семян. М., 1996. Т. 5. С. 25—32.

Степанов Э. В., Крылов Г. В. Золотой корень высокогорных районов Кузбасса // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. **1973**. Вып. 2. С. 53—58.

Сторожок Н. М., Гуреева Н. В., Крысин А. П., Дарюхина Е. Н., Долгих М. П., Попова Л. П. Антиоксидантные свойства аурола (тирозоло-С) // Хим.-фарм. журн. **2002**. Т. 36, № 2. С. 14—18.

Сумароков Д. С. Земельный вопрос // Вестник цветовода. **2004**. № 3. С. 5—9.

Суров Ю. П., Сахарова Н. А., Сутормина Н. В. Ресурсы лекарственных и плодово-ягодного сырья в Горном Алтае. Томск, **1981**. 242 с.

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л., **1966**. 611 с.

Тахтаджян А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений Л., **1970**. 146 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиефитов. Л., **1987**. 439 с.

Тимирязев К. А. Избранные сочинения в 4 т. М., **1949**. Т. 3. С. 33—34.

Тихомиров А. А., Долгушев В. А., Рыбакова Г. Р. Продуктивность растений родиолы розовой и качество их биомассы при различных спектральных режимах искусственного облучения // Докл. РАСХН. **2002**. № 2. С. 8—10.

Уткин Л. А. Народные лекарственные растения Сибири. М.; Л., **1931**. 133 с.

Федоров А. А., Кирпичников М. Е., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. М., **1956**. 304 с.

Филиппова Л. Н. Биология северных растений при введении их в культуру. Л., **1981**. 117 с.

Филиппова Л. Н. Введение в культуру и биология развития видов растений местной флоры. Апатиты, **1990**. 132 с.

Флора Северо-Востока европейской части СССР. Л., 1976. Т. 3. 294 с.

Фролов Ю. М. Особенности семенного возобновления *Rhodiola rosea* L. на Печорском Урале // Репродуктивная биология растений. Сыктывкар, **1998**. С. 51—64. (Тр. Коми НЦ УрО РАН; 158).

Фролов Ю. М. Половой состав ценопопуляций *Rhodiola rosea* L. на Печорском Урале и в культуре // Репродуктивная биология редких исчезающих видов растений: Тез. докл. Всерос. науч. конф. Сыктывкар, **1999**. С. 36—38.

Фролов Ю. М. Особенности возрастной структуры ценопопуляций *Rhodiola rosea* L. на юге Приполярье Урала в 1995 году // Ботанические исследования на охраняемых природных территориях европейского Северо-Востока. Сыктывкар, **2001**. С. 50—61. (Тр. Коми НЦ УрО РАН; № 165).

Фролов Ю. М., Далькэ И. В. Показатели внутривидовой изменчивости генеративной сферы *Rhodiola rosea* L. арктического происхождения // Репродуктивная биология растений на Севере. Сыктывкар, **1999**. С. 15—24. (Тр. Коми НЦ УрО РАН; № 160).

Фролов Ю. М., Полетаева И. И. Морфологические особенности и посевные качества семян *Rhodiola rosea* L. // Интродукция растений на европейском Северо-Востоке. Сыктывкар, **1994**. С. 43—57. (Тр. Коми НЦ УрО РАН; № 140).

Фролов Ю. М., Полетаева И. И. Возрастной состав ценопопуляций родиолы розовой на Приполярье Урале. Сыктывкар, **1995**. С. 13—26. (Тр. Коми НЦ УрО РАН; № 141).

Фролов Ю. М., Полетаева И. И. Специфика возрастного состава ценопопуляций родиолы розовой на Приполярье Урале в постсеменной год. Сыктывкар, **1996**. С. 128—139. (Тр. Коми НЦ УрО РАН; № 149).

Фролов Ю. М., Полетаева И. И. Родиола розовая на европейском Северо-Востоке. Екатеринбург, **1998**. 192 с.

Хансен Л. Д., Тейлор Д. К., Смит Б. Н., Кридл Р. С. Связь между ростом растений и дыханием: экологические аспекты и отбор лучших сортов культурных растений // Физиология растений. **1996**. Т. 43, № 6. С. 805—813.

Цельникер Ю. Л. Влияние интенсивности света на число и размеры хлоропластов у древесных пород // Физиология растений. **1975**. Т. 22, № 2. С. 262—268.

Цепкова Н. Л. Система семейства толстянковых: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, **1979**. 29 с.

Цепкова Н. Л. Распределение основных хромосомных чисел и полиплоидных рядов в семействе толстянковые // Ботан. журн. **1994**. № 4. С. 458—463.

Цоколаева М. А. Опыт выращивания двух видов рода *Sedum* L. на Северном Кавказе // Раст. ресурсы. **1976**. Т. 12, вып. 2. С. 224—229.

Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., **1983**. 197 с.

- Черепанов С. К.** Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 509 с.
- Черепанов С. К.** Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.
- Черкасов О. А., Рабинович А. М.** Опыт выращивания *Sedum maximum* (L.) Hoffm. в Московской области // Раст. ресурсы. 1998. Т. 34, вып. 4. С. 42—47.
- Чопик В. И., Дудченко Л. Г., Краснова А. Н.** Дикорастущие полезные растения Украины. Киев, 1983. 400 с.
- Шереметьев С. Н.** Травы на градиенте влажности почвы (водный обмен и структурно-функциональная организация). М., 2005. 271 с.
- Шлык А. А.** Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии растений. М., 1971. С. 154—170.
- Шнякина Г. П.** Качественный состав фенольных соединений дальневосточных видов *Sedum* L. // Раст. ресурсы. 1979. Т. 15, вып. 2. С. 280—282.
- Шульгин И. А.** Растение и солнце. Л., 1973. 251 с.
- Шульгин И. А., Ходаренко Л. А.** Формирование оптического аппарата зеленого листа в связи с энергетической адаптацией к солнечной радиации // Науч. докл. высшей школы. Биол. науки. 1969. № 5. С. 87—92.
- Acevedo-Rosas R., Cameron K., Sosa V., Pell S.** A molecular phylogenetic study of Graptopetalum (Crassulaceae) based on ETS, ITS, RPL16 and TRNL-F nucleotide sequences // Amer. J. Bot. 2004. Vol. 91, N 7. P. 1099—1104.
- Alexander E. I.** Succulent of the Old World // J. New York Bot. Gard. 1942. N 43. P. 96.
- An F., Yue S., Guo D., Zheng J.** Determination of salidroside in eight *Rhodiola* species by TLC-UV spectrometry // Zhongguo Zhong Yao Za Zhi. 1998. Vol. 23, N 1. P. 434—464.
- Barker D. H., Seaton G. G. R., Robinson S. A.** Internal and external photoprotection in developing leaves of the CAM plant *Cotyledon orbiculata* // Plant, Cell, Environ. 1997. Vol. 20, N 5. P. 617—624.
- Berger A.** Crassulaceae // Die natürlichen Pflanzenfamilien / Ed. A. Engler, K. Prantl. Leipzig, 1930. S. 352—483.
- Berry J. A., Downton W. J. S.** Environmental regulation of photosynthesis // Photosynthesis: development, carbon metabolism, and plant productivity. New York; London, 1982. P. 263—343.
- Black C. C., Osmond C. B.** Crassulaceae acid metabolism photosynthesis: working the night shift // Photosynthesis Research. 2003. Vol. 76, N 1—3. P. 329—341.
- Bottcher W., Jager E. J.** Zur Interpretation der Verbreitung der Gattung *Sedum* L. s. l. (Crassulaceae) und ihrer Wuchsformtypen // Wiss. Ztschr. Univ. 1984. Halle 33. H. 1. S. 127—141.
- Burger J., Edwards G. E.** Photosynthetic efficiency, and photodamage by UV and visible radiation, in red versus green leaf *Coleus* varieties // Plant Cell Physiol. 1996. Vol. 37, N 3. P. 395—399.
- Christie P. J., Alfenito M. R., Walbot V.** Impact of low-temperature stress on general phenylpropanoid and antocyanin pathways: enhancement of transcript abundance and antocyanin pigmentation in maize seedlings // Planta. 1994. Vol. 194, N 4. P. 541—549.
- Clausen R. T.** *Sedum* of North America north of the Mexican Plateau. Ithaca; New York, 1975. 156 p.
- Cronquist A.** An integrated system of classification of flowering plants. New York, 1981. 1261 p.
- Cui S., Hu X., Chen X., Hu Z.** Determination of p-tyrosol and salidroside in three samples of *Rhodiola crenulata* and one of *Rhodiola kirilowii* by capillary zone electrophoresis // Analyt. Bioanal. Chem. 2003. Vol. 377, N 2. P. 370—374.
- Cushman J. C., Borland A. M.** Induction of Crassulacean acid metabolism by water limitation // Plant, Cell, Environ. 2002. Vol. 25, N 2. P. 295—310.
- Dennis C. G., Liu-Gitz L., McClure J. W., Huerta A. J.** Effects of a PAL inhibitor on phenolic accumulation and UV-B tolerance in *Spirodela intermedia* (Koch.) // J. Exp. Bot. 2004. Vol. 55, N 398. P. 919—927.
- Ford B. J.** Even plants excrete // Nature. 1986. Vol. 323. P. 763—772.
- Giacomelli C., Miranda Fda S., Goncalves N. S., Spinelli A.** Antioxidant activity of phenolic and related compounds: a density functional theory study on the O-H bond dissociation enthalpy // Redox Rep. 2004. Vol. 9, N 5. P. 263—269.
- Gontcharova S. B.** Conspectus of Sedoideae (Crassulaceae) of the Russian Far East // Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo. 1999. Ser. B. Vol. 25, N 2. P. 49—63.
- Gould K. S., Markham K. R., Smith R. H., Goris J. J.** Functional role of antocyanins in the leaves of *Quintinia serrata* A. Cunn. // J. Exp. Bot. 2000. Vol. 51, N 347. P. 1107—1115.
- Gravatt D. A., Martin C. E.** Comparative ecophysiology of five species of *Sedum* (Crassulaceae) under well-watered and drought-stressed conditions // Oecologia. 1992. Vol. 92, N 4. P. 532—541.
- Grieve A.** Modern Herbal. The Medicinal, Culinary, Cosmetic and Economic Properties, Cultivation and Folk-Lore of Herbs, Grasses, Fungi, Shrubs and Trees with their Modern Scientific Uses. New York, 1981. 902 p.
- Groenhof A. C., Bryant J. A., Etherington J. R.** Photosynthetic changes in the inducible CAM plant *Sedum telephium* L. following the imposition of water stress. 1. General characteristics // Ann. Bot. 1986. V. 57, N 5. P. 689—695.
- Grulich V.** Generic division of Sedoideae in Europe and adjacent regions // Preslia. 1984. Vol. 56, N 1. P. 29—45.
- György Z., Tolonen A., Pakonen M., Neubauer P., Hohtola A.** Enhancing the production of cinnamyl glycosides in compact callus aggregate cultures of *Rhodiola rosea* by biotransformation of cinnamyl alcohol // Plant Sci. 2004. Vol. 166, N 1. P. 229—236.

Ham R. C. H. J. van. Phylogenetic relationships in the Crassulaceae inferred from chloroplast DNA variation // Evolution and systematics of the Crassulaceae. Leiden, **1995**. P. 16—30.

Ham R. C. H. J., Hart H. Phylogenetic relationships in the Crassulaceae inferred from chloroplast DNA restriction-site variation // Amer. J. Bot. **1998**. Vol. 85, N 1. P. 123—134.

Hansen L. D., Hopkin M. S., Rank D. R., Anekonda T. S., Breidenbach R. W., Criddle R. S. The relation between plant growth and respiration: a thermodynamic model // Planta. **1994**. Vol. 194, N 1. P. 77—85.

Harborne J. B., Mabry T. J. The flavonoids: advances and research. London; New York, **1982**. 744 p.

Hart H. The unilacunar two-trace nodal structure of the caudex of *Rhodiola rosea* L. (Crassulaceae) // Bot. J. **1994**. Vol. 116, N 3. P. 235—241.

Hart H. Intrafamilial and generic classification of the Crassulaceae // Evolution and systematics of the Crassulaceae. Leiden, **1995**. P. 151—158.

Hart H., Eggli U. Introduction: evolution of Crassulaceae systematics // Evolution and systematics of the Crassulaceae. Leiden, **1995**. P. 7—15.

Heide O. M. Photoperiodic control of dormancy in *Sedum telephium* and some other herbaceous perennial plants // Physiologia Plantarum. **2001**. Vol. 113, N 3. P. 332—337.

Herrera A., Fernandez M. D., Taisma M. A. Effects of drought on CAM and water relations of *Peperomia carnevalii* // Ann. Bot. **2000**. Vol. 86, N 3. P. 511—517.

Hopkin M. S. Calorimetric studies of plant physiology: Ph. D. Dissertation. Provo, **1991**. 90 p.

Hutchinson J. The families of flowering plants. Vol. 1. Dicotyledons. Oxford, **1959**. 485 p.

Kang S., Wang J., Zhang J., Liu F., Xu Z. Quantitative analysis of salidroside and lotaustralin in *Rhodiola* by gas chromatography // Zhongguo Zhong Yao Za Zhi, **1998**. Vol. 23, N 6. P. 365—384.

Knaben G. Studies on the life form of some *Sedum* species // Blyttia. **1966**. Bd 24, N 4. P. 232—243.

Konga J. M., Chia L. S., Goha N. K., Chia T. F., Brouillard R. Analysis and biological activities of anthocyanins // Phytochem. **2003**. Vol. 64, N 5. P. 923—933.

Korner C., Neumayer M., Menendez-Riedl S. P., Smeets-Scheel A. Functional morphology of mountain plants // Flora. **1989**. V. 182, N 5—6. P. 353—383.

Krause G. H., Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. **1991**. Vol. 42. P. 313—349.

Lambers H., Chapin III F. S., Pons T. L. Plant Physiological Ecology. New York, **1998**. 540 p.

Landtag J., Baumert A., Degenkolb T., Schmidt J., Wray V., Scheel D., Strack D., Rosahl S. Accumulation of tyrosol glucoside in

transgenic potato plants expressing a parsley tyrosine decarboxylase // Phytochem. **2002**. Vol. 60, N 7. P. 683—689.

Larcher W. Physiological Plant Ecology. Berlin; New York, **1975**. 252 p.

Larcher W. Physiological Plant Ecology. Berlin, **2003**. 513 p.

Lee H. S. J., Griffiths H. Induction and repression of CAM in *Sedum telephium* L. in response to photoperiod and water stress // J. Exp. Bot. **1987**. Vol. 38, N 5. P. 834—841.

Liansen L., White M. J. Ultraviolet B responses of nuclear genes encoding light harvesting complex II proteins in pea (*Pisum sativum*) are altered by norflurazon and photobleaching induced chloroplast changes // Physiologia Plantarum. **1998**. Vol. 102, N 1. P. 128—139.

Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids-pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in Enzymology. **1987**. Vol. 148. P. 350—382.

Linh P. T., Kim Y. H., Hong S. P., Jian J. J., Kang J. S. Quantitative determination of salidroside and tyrosol from the underground part of *Rhodiola rosea* by high performance liquid chromatography // Arch. Pharm. Res. **2000**. Vol. 23, N 4. P. 349—352.

Long S. P., Humphries S., Falkowski P. G. Photoinhibition of photosynthesis in nature // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. **1994**. Vol. 45. P. 633—662.

Luttge U. Ecophysiology of Crassulaceae acid metabolism (CAM) // Ann. Bot. **2004**. Vol. 93, N 6. P. 629—652.

Martin C. E., Jackson J. L. Photosynthetic pathways in a midwestern rock outcrop succulent, *Sedum nuttallianum* Raf. (Crassulaceae) // Photosynthesis Research. **1986**. N 8. P. 17—29.

Martin C. E., Zee A. K. C₃-photosynthesis and Crassulacean acid metabolism in a Kansas rock outcrop succulent *Talinum calycinum* Engelm. (Portulacaceae) // Plant Physiol. **1983**. Vol. 73, N 3. P. 718—723.

Maslova T. G., Popova I. A. Adaptive properties of the plant pigment systems // Photosynthetica. **1993**. V. 29, N 2. P. 195—203.

Maxwell K., Johnson G. N. Chlorophyll fluorescence — a practical guide // J. Exp. Bot. **2000**. Vol. 51, N 345. P. 659—668

Melchior H. Adolf Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. Berlin, **1964**. 756 S.

Merzlyak M. N., Gitelson A. A. Why and what for the leaves are yellow in autumn? On the interpretation of optical spectra of senescing leaves (*Acer platanoides* L.) // J. Plant Physiol. **1995**. Vol. 145. P. 315—320.

Moerman D. Medical Romanticism and the Sources of Medical Practice // Complementary Therapies in Medicine. **1998**. Vol. 6. P. 198—202.

Mooney H. A., Billings W. D. Comparative physiological ecology of arctic and alpine populations of *Oxyria digyna* // Ecol. Monogr. **1961**. V. 31, N 1. P. 1—29.

Mort M. E., Soltis D. E., Soltis P. S., Francisco-Ortega J., Santos-Guerra A. Phylogenetic relationships and evolution of Crassulaceae

inferred from matK sequence data // Amer. J. Bot. **2001**. Vol. 88, N 1. P. 76—91.

Murphy T. M., Hamilton C. M., Street H. E. A strain of *Rosa damascena* cultured cells resistant to ultraviolet light // Plant Physiol. **1997**. Vol. 64, N 6. P. 936—941.

Nelson E. A., Sage T. L., Sage R. F. Functional leaf anatomy of plants with Crassulacean acid metabolism // Functional Plant Biology. **2005**. Vol. 32, N 5. P. 409—419.

Ohba H. The taxonomic status of *Sedum telephium* and its allied species (Crassulaceae) // Botanical Magazine (Tokyo). **1977**. Vol. 90, N 1017. P. 41—56.

Ohba H. Generic and infrageneric classification of the Old World Sedoideae (Crassulaceae) // J. Fac. Sci. Univ. Tokyo. **1978**. Sec. 3. Vol. 12, N 4. P. 139—198.

Ohba H. Systematic problems of Asian Sedoideae // Evolution and systematics of the Crassulaceae. Leiden, **1995**. P. 151—158.

Olfelt J. P., Glenn R. F., Luby J. J. What data determine whether a plant taxon is distinct enough to merit legal protection? A case study *Sedum integrifolium* (Crassulaceae) // Amer. J. Bot. **2001**. Vol. 88, N 3. P. 401—410.

Porsild A. E. Illustrated flora of the Canadian Arctic Archipelago // Nat. Museum of Canada. **1957**. N 146, ser. 50. 209 p.

Ritz T., Damjanovic A., Schulten K. Light-harvesting and photoprotection by carotenoids: Structure-based calculations for photosynthetic antenna systems // Photosynthesis: Mechanisms and Effects. Proc. XI Intern. Congr. on Photosynthesis. Vol. 1. Dordrecht, **1998**. P. 487—490.

Rouhani I., Vines H. M. Isolation of mesophyll cells from *Sedum telephium* leaves // Plant Physiol. **1973**. Vol. 51, N 1. P. 97—103.

Sendl A., Mulinacci N., Vincieri F. F., Wagner H. Anti-inflammatory and immunologically active polysaccharides of *Sedum telephium* // Phytochemistry. **1993**. Vol. 34, N 5. P. 1357—1362.

Shervin H. W., Farrant J. M. Protection mechanism against excess light in the resurrection plants *Craterostigma wilmsii* and *Xerothyta viscosa* // Plant Growth Regulation. **1998**. Vol. 24, N 3. P. 203—210.

Shirley B. W. Flavonoid biosynthesis: new functions for old pathway // Trends in Plant Science. **1996**. Vol. 1, N 11. P. 377—382.

Spinger S. A., Outlaw W. H. Histochemical compartmentation of photosynthesis in the Crassulacean acid metabolism plant *Crassula falcata* // Plant Physiol. **1988**. Vol. 88. P. 633—658.

Stephenson R. *Sedum*: cultivated stonecrops. Portland; Oregon, **1994**. 335 p.

Tegelberg R., Julkunen-Tiitto R. Quantitative changes in secondary metabolites of dark — leaved willow (*Salix myrsinifolia*) exposed to enhanced ultraviolet-B radiation // Physiologia Plantarum. **2001**. Vol. 113, N 4. P. 541—547.

Teramura A. H. Effects of ultraviolet-B radiation on the growth and yield of crop plants // Physiologia Plantarum. **1983**. Vol. 58, N 3. P. 415—427.

Tolonen A. Analysis of secondary metabolites in plant and cell culture tissue of *Hipericum perforatum* L. and *Rhodiola rosea* L. Oulu, **2003**. 56 p.

Uhl C. H. Chromosomes and Phylogeny of the Crassulaceae // J. Cactus and Succul. Soc. Am., **1963**. V. 35, N 3. P. 80—84.

Wang S., You X. T., Wang F. P. HPLC determination of salidroside in the roots of *Rhodiola* genus plants // Yao Xue Xue Bao, **1992**. Vol. 27, N 11. P. 849—952.

Woodward F. I., Pigott C. D. The climatic control of the altitudinal distribution of *Sedum rosea* (L.) Scop. and *S. telephium* L. I. Field observations // New Phytol. **1975**. Vol. 74, N 2. P. 323—334.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава 1. <i>Общая характеристика сем. толстяковых (Crassulaceae)</i>	5
1.1. История изучения и классификация	5
1.2. Происхождение и географическое распространение	13
1.3. Общие сведения по биологии и экологии толстяковых	17
1.4. Представители толстяковых на европейском Северо-Востоке	22
1.5. Полезные свойства растений	28
Глава 2. <i>Функциональная структура</i>	30
2.1. Анатомическое строение вегетативных органов ..	30
2.2. Морфологическая характеристика растений	44
Глава 3. <i>Рост и развитие растений</i>	65
3.1. <i>Rhodiola rosea</i>	65
3.2. <i>Sedum acre</i>	72
3.3. <i>Hylotelephium triphyllum</i>	79
3.4. Эколого-ценотическая характеристика <i>Sedum acre</i> и <i>Hylotelephium triphyllum</i>	85
Глава 4. <i>Экофизиология толстяковых на Севере</i>	96
4.1. Дыхание и рост растений	96
4.2. Пигментный комплекс растений	107
4.3. CO ₂ -газообмен листьев	118
4.4. Суточные изменения CO ₂ -газообмена и общей кислотности клеточного сока листьев	138
4.5. Реакция растений на водный стресс	143
Глава 5. <i>Физиолого-биохимические основы накопления продуктов вторичного метаболизма — салидрозид и розавина в дикорастущих и культивируемых растениях Rhodiola rosea</i>	151
Заключение	177
Литература	185

CONTENTS

Introduction	3
Chapter 1. <i>General Characteristics of Crassulacean Plants</i>	5
1.1. History of Studies and Classification	5
1.2. Origin and Geographical Distribution	13
1.3. Total Knowledge on Biology and Ecology of Crassulacean Plants	17
1.4. Species of Crassulaceae Family in European North-East	22
1.5. Useful Properties of Plants	28
Chapter 2. <i>Functional Structure</i>	30
2.1. Anatomical Structure of Vegetative Organs of Plants	30
2.2. Morphological Characteristics of Plants	44
Chapter 3. <i>Plants Growth and Development</i>	65
3.1. <i>Rhodiola rosea</i>	65
3.2. <i>Sedum acre</i>	72
3.3. <i>Hylotelephium triphyllum</i>	79
3.4. Ecological and Coenotic Characteristics of <i>Sedum acre</i> and <i>Hylotelephium triphyllum</i>	85
Chapter 4. <i>Ecological Physiology of Crassulacean Plants</i>	96
4.1. Plant Respiration and Growth	96
4.2. Plant Pigments	107
4.3. CO ₂ -exchange in Leaves	118
4.4. Diurnal Pattern of CO ₂ -exchange and Acidification in Leaves	138
4.5. Plant Reactions to Water Stress	143
Chapter 5. <i>Physiological and Biochemical Basis of Secondary Metabolites Accumulation — Salidroside and Rosavin in Wild and Cultural Rhodiola rosea Plants</i>	151
Conclusion	177
References	185

**Головко Тамара Константиновна,
Далькэ Игорь Владимирович,
Бачаров Дмитрий Сергеевич,
Бабок Татьяна Владимировна,
Захожий Илья Григорьевич**

**ТОЛСТЯНКОВЫЕ В ХОЛОДНОМ КЛИМАТЕ
(БИОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ, ФИЗИОЛОГИЯ)**

*Утверждено к печати
Институтом биологии Коми научного центра
Уральского отделения Российской академии наук*

Редактор издательства *И. Л. Песенко*
Художник *Е. В. Кудина*
Технический редактор *О. В. Новикова*
Корректоры *О. И. Буркова* и *Н. И. Журавлева*
Компьютерная верстка *Е. С. Егоровой*

Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г.
Сдано в набор 10.05.07. Подписано к печати 12.09.07.
Формат 60 × 90 1/16. Бумага офсетная.
Гарнитура Таймс. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 13.0. Уч.-изд. л. 12.2.
Тираж 500 экз. Тип. зак. № 4288. С 191

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
E-mail: main@nauka.nw.ru
Internet: www.naukaspb.spb.ru

Первая Академическая типография «Наука»
199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

ISBN 978-5-02-026275-1



**АДРЕСА КНИГОТОРГОВЫХ ПРЕДПРИЯТИЙ
ТОРГОВОЙ ФИРМЫ «АКАДЕМКНИГА»**

Магазины «Книга — почтой»

121009 Москва, Шубинский пер., 6; 241-02-52
197137 Санкт-Петербург, Петрозаводская ул., 7Б; (код 812) 235-40-64

**Магазины «Академкнига» с указанием отделов
«Книга — почтой»**

690088 Владивосток-88, Океанский пр-т, 140 («Книга — почтой»);
(код 4232) 5-27-91

620151 Екатеринбург, ул. Мамина-Сибиряка, 137 («Книга — почтой»);
(код 3432) 55-10-03

664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 298 («Книга — почтой»);
(код 3952) 46-56-20

660049 Красноярск, ул. Сурикова, 45; (код 3912) 27-03-90

220012 Минск, пр-т Независимости, 72; (код 10-375-17) 292-00-52,
292-46-52, 292-50-43

117312 Москва, ул. Вавилова, 55/7; 124-55-00

117192 Москва, Мичуринский пр-т, 12; 932-74-79

103054 Москва, Цветной бульвар, 21, строение 2; 921-55-96

103624 Москва, Б. Черкасский пер., 4; 298-33-73

630091 Новосибирск, Красный пр-т, 51; (код 3832) 21-15-60

630090 Новосибирск, Морской пр-т, 22 («Книга — почтой»);
(код 3832) 30-09-22

142292 Пушкино Московской обл., МКР «В», 1 («Книга — почтой»);
(13) 3-38-60

443022 Самара, пр-т Ленина, 2 («Книга — почтой»);
(код 8462) 37-10-60

191104 Санкт-Петербург, Литейный пр-т, 57; (код 812) 272-36-65
бук. 273-13-98
197110 Санкт-Петербург, Петрозаводская ул., 7Б; (код 812) 235-40-64
199034 Санкт-Петербург, Васильевский остров, 9 линия, 16; (код 812)
323-34-62
634050 Томск, Набережная р. Ушайки, 18; (код 3822) 22-60-36
450059 Уфа-59, ул. Р. Зорге, 10 («Книга — почтой»); (код 3472) 24-47-74
450025 Уфа, ул. Коммунистическая, 49; (код 3472) 22-91-85